АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 53

7

ИЮЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1968

УДК 581.143/551.58

В. Л. Черепнин

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОТ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

С 5 рисунками

V. L. CHEREPNIN. THE DEPENDENCE OF THE PRODUCTIVITY OF THE VEGETATION ON THE CLIMATIC FACTORS

В последние годы особенно большое внимание уделяется изучению продуктивности природного растительного покрова. И это не случайно. Инвентаризация естественной растительной продукции, ее размещение и потенциальные возможности — важнейшие проблемы хозяйственного планирования.

Значительные работы по изучению продуктивности растительности выполнены у нас в СССР и в ряде зарубежных стран. Эти исследования обобщены в монографии Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965).

В этом сообщении мы попытаемся показать конкретную связь продуктивности (фитомассы) растительности с факторами климата.

Известно, что решающая роль в ежегодной производительности массы органического вещества принадлежит климатическим факторам (Шенников, 1961). Не вызывает сомнений и то, что из комплекса климатических факторов первостепенное значение в размещении фитоценозов принадлежит температурному и световому режимам и условиям увлажнения. На этом принципе рядом авторов (Brockmann-Jerosch u. Rübel, 1912; Волобуев, 1956; Григорьев и Будыко, 1956, и др.) составлены схемы растительности. Наиболее совершенная схема предложена А. А. Григорьевым и М. И. Будыко (1956), где за основу взяты солнечная радиация и условия увлажнения (индекс сухости).

Подобная схема растительности (рис. 1) была построена и нами. Вертикальная ось схемы последовательно от полюса к экватору проградуирована условными индексами солнечной радиации, а горизонтальная ось — индексами влажности.

Для определения годового количества солнечной радиации использованы данные (Алисов и др., 1952), рассчитанные по широтам при допущении об отсутствии атмосферы. Безусловно, это не фактическое годовое количество световой и температурной энергии, получаемой той или иной частью планеты, но эти величины достаточно объективно вскрывают общие закономерности притока солнечной радиации на поверхность Земли. В табл. 1 и на рис. 2 приведены расчеты процентного распределения годовой солнечной радиации по широтам. Вычисленные данные перенесены на схему (рис. 1) в виде индексов солнечной радиации. Цена деления индексов равна 10%. Индекс 10 составляет 188 ккал./см^2 (100%), взятых как разность между наибольшей (321 ккал./см^2 — на экваторе) и наименьшей (133 ккал./см^2 — на полюсе) годовых сумм солнечной радиации.

На горизонтальной оси схемы (рис. 1) показана влажность условий произрастания. Каждому индексу влажности соответствует определенное количество осадков. В действительности такое соответствие неполно отражает условия влажности, необходимые для жизнедеятельности орга-

ТАБЛИЦА 1

Процентное распределение годовой солнечной радиации (ккал./см²) по географическим широтам

Широта	90°	80°	70°	60°	50°	40°	30°	20°	10°	0°	Наибольшая разность
Годовое количество солнечной радиации	133	137.5	152	182.5	220	254	283	303	317	321	321—133 (188) = 100%
Разность радиации в процентах . . .	0	2.5	7.8	15.8	20.0	18.0	15.5	11.0	7.2	2.2	100%

низмов. Но, учитывая, что роль осадков в балансе влажности имеет первостепенное значение, мы решили для наглядности использовать этот показатель. Однако фактически под каждым значением индекса подразумевается, как и в случае с солнечной радиацией, используемая биоценозом

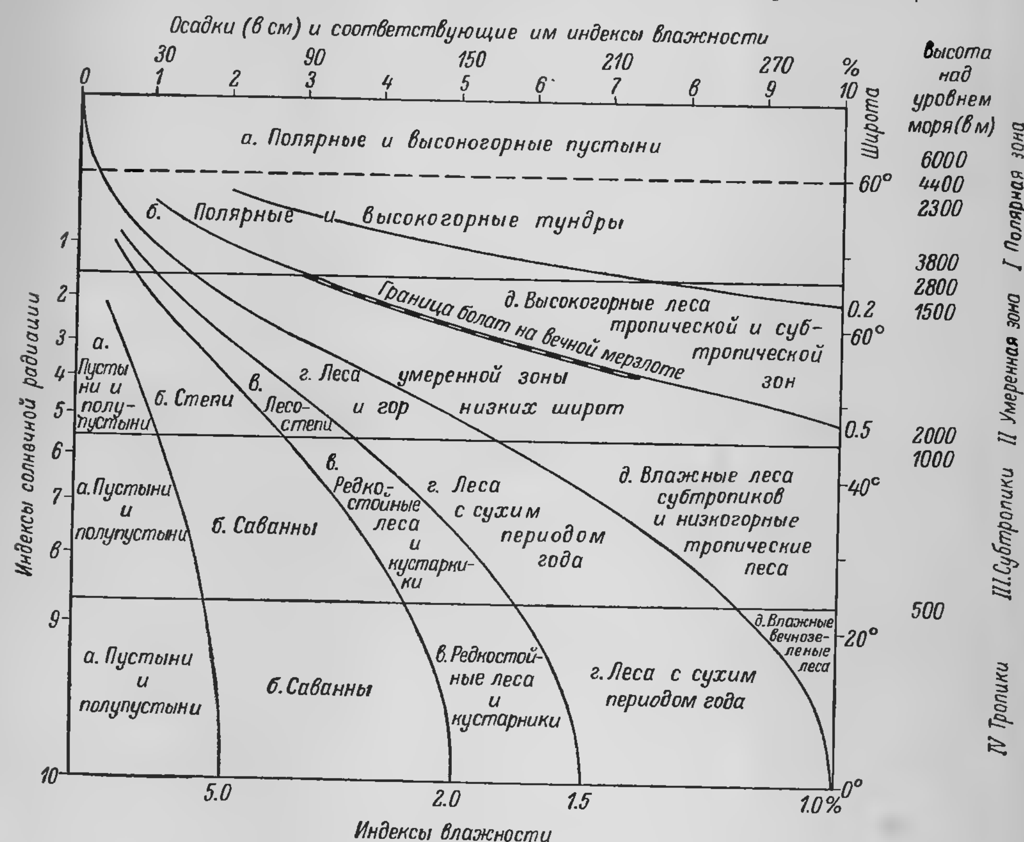


Рис. 1. Схема распределения основных типов растительности земного шара. (Объяснение в тексте).

влага (осадки, грунтовые воды, конденсационная влага) с учетом, конечно, ее расхода на испарение, сток и т. д. Индекс 10 составляет 100% и соответствует наибольшей доступной биоценозу влаге.

На схеме в виде условных индексов намечены все возможные сочетания влажности и солнечной радиации — важнейших в жизнедеятельности организмов факторов.

На этой же схеме имеются линии, отражающие отношение индексов солнечной радиации к индексам влажности (показатель континенталь-

ности), которые характеризуют водный режим растительности и делят ее на господствующие типы в пределах каждой зоны. Цифровые показатели линий меньше 1 определяют достаточно влажные и влажные условия произрастания (от 1 до 0.5) и сырые (от 0.5 до 0.2 и меньше). По мере увеличения солнечной радиации и уменьшения осадков индекс сухости возрастает, характеризуя свежий (1—2), засушливый (2—5) и сухой (5 и более) климаты с соответствующей растительностью.

Кроме равнинных растительных группировок, на схеме отмечена ее высотная поясность, которая в принципе совпадает с широтными зонами. Границе тропической зоны с субтропиками соответствует растительность гор тропиков на высоте 500 м над ур. м. Границе субтропиков с умеренной зоной соответствует растительность тропиков на высоте 2000 м над ур. м.

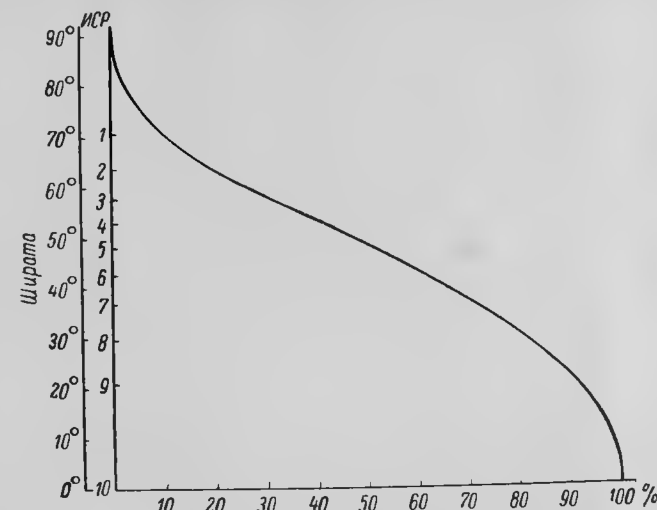


Рис. 2. Кривая процентного распределения по широтам годовой солнечной радиации.

По оси ординат — индексы солнечной радиации (ИСР); *по оси абсцисс* — солнечная радиация в процентах.

и субтропиков на высоте 1000 м. Предельная граница леса в горных условиях экватора находится на высоте 3800 м над ур. м., в субтропической зоне достигает в среднем высоты 2800 м, а в умеренной зоне — 1500 м, что на схеме соответствует границе умеренной и полярной зон. Аналогична изменчивость горных растительных сообществ в условиях недостаточного увлажнения (саванны, степи, полупустыни и пустыни), где показатель сухости больше 1.

На рис. 1 приведены основные растительные группировки северного полушария Земли, которые по этому же принципу можно разделить на более мелкие формации. Болота и луга, как интразональные растительные сообщества, на схеме не показаны. Однако в умеренной зоне отмечена граница болот, которая приблизительно совпадает с линией показателя сухости, равного 0.5, и в данном случае зависит прежде всего от вечной мерзлоты, распространенной до 55—65° широты в северном полушарии; т. е. в этом случае (при значительном количестве осадков и малой их испаряемости) болота являются зональным признаком в условиях вечной мерзлоты.

Влияние гидротермических факторов на продуктивность растительности и ее динамику в данной работе рассматривается на примере ценозов сосны обыкновенной. Этот вид имеет огромный ареал и всевозможные экологические ниши. Он удобен и тем, что изменчивость его признаков достаточно полно описана в монографии Л. Ф. Правдина (1964), а геоботаническая, лесоводственная и таксационная характеристики подробно изложены в ряде трудов советских и зарубежных ученых.

Анализ географической изменчивости веса и цвета семян сосны показал тесную их связь с условиями произрастания. Вес семян находится в прямой зависимости от температурного режима места произрастания материнского древостоя. Интенсивность окраски семенной кожуры соответствует условиям увлажнения; процент темноокрашенных семян в популяциях сосны повышается с увеличением влажности местообитаний. Подобная закономерность была установлена нами на территории Средней Сибири (Черепнин, 1964, 1965). Выяснено, что с увеличением суммы положительных температур выше 10° на 300° вес 1000 штук семян сосны обыкновенной возрастает в среднем на 1 г. Одному градусу широты соответствует 0.1—0.2 г веса семян. В горной местности вес семян изменяется на 0.2—0.3 г на каж-

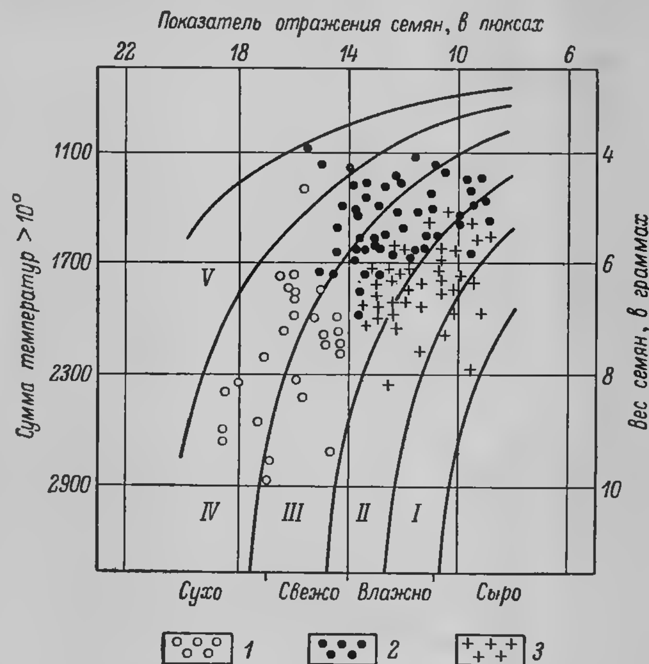


Рис. 3. Связь веса и цвета семян сосны с условиями произрастания.

Основные группы типов леса: *1* — сухая (остепненные и беломошные боры); *2* — зеленомошная; *3* — травяная. Классы бонитета сосны обыкновенной: *I, II, III, IV, V.*

дые 100 м. Общая окраска исследуемых образцов семян определялась по их отражательной способности и выражалась в люксах. Использовался люксметр типа Ю-16. Показания люксметра для наиболее светлых образцов семян (характерных для сухих условий произрастания сосны) равнялись 18—19 лк, а для темноокрашенных образцов семян (из сырых местообитаний) составляли 8—10 лк.

Учитывая подобную связь веса семян с температурным режимом (r для условий Восточной Сибири равен 0.77) и зависимость окраски семенной кожуры от условий увлажнения материнского древостоя (при r=0.83), мы построили схему (рис. 3). Нанесенные на схему лесоводственные и таксационные показатели происхождения образцов семян выявили определенную связь типов леса и классов бонитета с температурным режимом и условиями увлажнения. Используя схему, можно с достаточной точностью по весу и окраске семян определить условия произрастания, тип леса, производительность древостоя и его естественное размещение в пространстве относительно других растительных группировок. Но следует учитывать, что схема построена по образцам семян из популяций сосны IV—VI классов возраста с сомкнутостью 0.6—0.9; с возрастом и густотой древостоя вес семян изменяется.

Подобная закономерность при анализе семян наблюдалась у лиственничных, кедровых и еловых древостоев. Только гидротермическим показателям для каждого из этих видов соответствует свой определенный средний вес и окраска семян. Это и следовало ожидать, учитывая закон гомологических рядов Н. И. Вавилова (1933).

Из сказанного можно сделать вывод, что производительность древостоев находится в прямой зависимости от того или иного сочетания гидротермических показателей. И если наложить данную схему (рис. 3) на общую

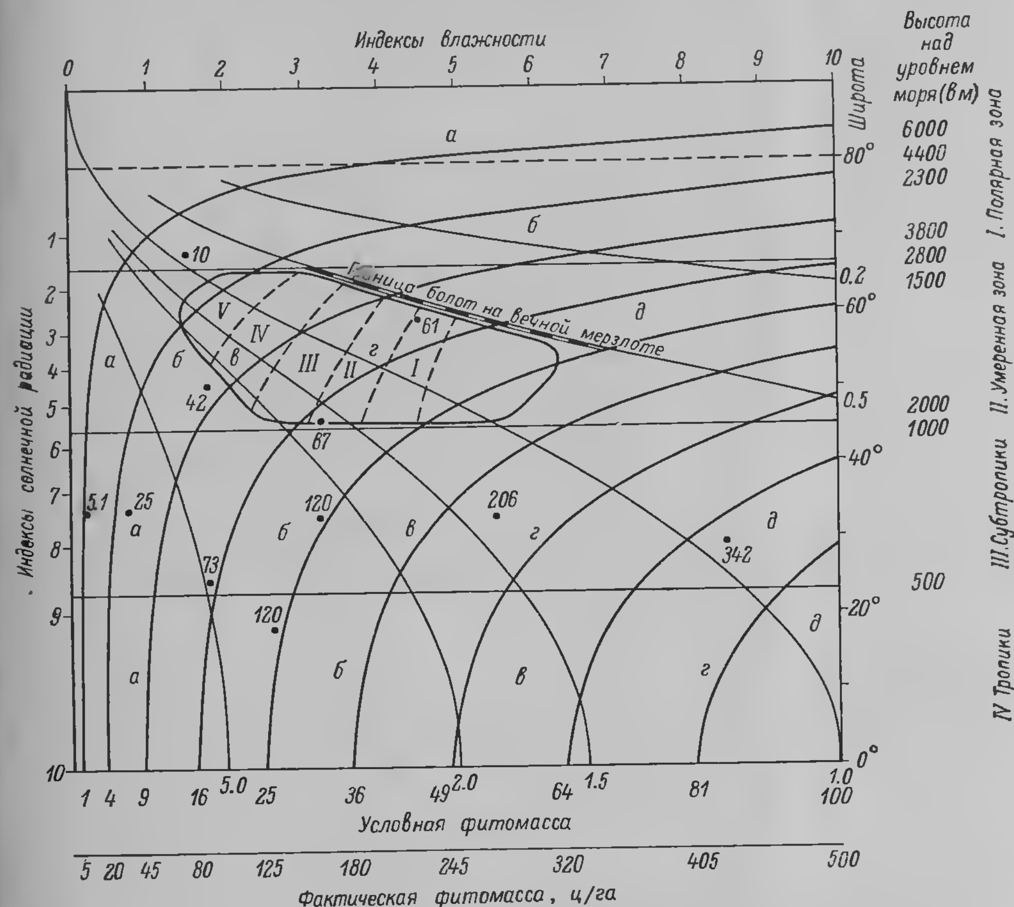


Рис. 4. Размещение условной фитомассы на суше Земли и фактической фитомассы по данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965).

Обозначения те же, что на рис. 1. (Объяснение в тексте).

схему растительности (рис. 1) и провести линии произведения индексов солнечной радиации на индексы влажности, то получается определенное соответствие линий классов бонитета с линиями индексов температуры и влажности (рис. 4); это дает основание говорить об общей закономерности в определении продуктивности растительности в любой зоне земного шара. Цифровые же показатели произведения индексов солнечной радиации на индексы влажности можно считать условными фитомассами за вегетационный год.

Несовпадение на схеме границ высших классов бонитета с линиями индексов не только не противоречит, а подтверждает их верность. И действительно, масса древостоев сосны низших классов бонитета (V—IV) более всего совпадает с общей массой фитоценоза, так как фитомасса в наиболее бедных условиях произрастания сосны почти целиком определяется фитомассой составляющих ее деревьев (прочие ярусы развиты очень слабо). Древостои средних и особенно высших классов бонитета размещаются

как в местообитаниях (типах леса) с относительно бедным напочвенным покровом (боры зеленомошники), так и в ценозах с хорошо развитым подлеском, травяным ярусом, а нередко и со вторым ярусом из других древесных пород (травяные и сложные боры). В первом случае основная фитомасса приходится на древесную растительность по существу единственного яруса; во втором — общая фитомасса сообщества слагается из фитомассы древостоя главного яруса (эдификатора) и фитомассы прочих ярусов, нередко по годовому приросту не уступающих основному ярусу, что и отражено на схеме несоответствием линий классов бонитета линиям гидротермических индексов. Иначе говоря, общая фитомасса древесных сообществ тем более отличается от фитомассы древесного яруса, чем благоприятнее условия ее произрастания.

В работе Е. М. Лавренко, В. Н. Андреева и В. Л. Леонтьева (1955) показана изменчивость фитомассы растительных сообществ на территории СССР, а в монографии Родина и Базилевич (1965) обобщен большой материал по этому вопросу, касающийся основных формаций растительности земного шара. Если данные этих авторов по продуктивности растительности за вегетационный год нанести на схему растительности (рис. 4), то, как видно, они естественно укладываются в природные зоны растительности земного шара и достаточно точно отражают роль климата — главного биомассообразователя. Здесь особенно наглядно проявляется равноценная роль температурного режима и режима влажности в образовании фитомассы.

В табл. 2 и на рис. 4 приведены данные из работы Родина и Базилевич (1965) о фитомассе ежегодного прироста основных растительных формаций земного шара и данные об условной фитомассе. Из сопоставления этих материалов можно заключить, что действительно имеется параллелизм между фактическими показателями продуктивности растительности и ее теоретической величиной, рассчитанной на основе индексов солнечной радиации и условий увлажнения.

Расчеты фитомассы на схеме можно выразить в виде уравнения: $\Phi = P \cdot B$, где Φ — фитомасса за вегетационный год, P — индекс солнечной радиации (используемая растениями тепловая и световая энергия), B — индекс влажности (используемая растениями влага во всех ее видах). Однако следует отметить, что уравнение фитомассы представлено в общем виде. Для вычисления параметров P и B необходимы специальные вычисления световой и тепловой энергии, равно как и расчеты баланса влаги, хотя бы по основным растительным группировкам. Накопление необходимого количества материала по единой методике и его дисперсионный и регрессионный анализы позволят более объективно судить о значении каждого из климатических факторов в приросте фитомассы.

В последующем изложении приводятся расчеты фитомассы основных растительных зон с использованием условных климатических индексов, сочетание которых коррелирует с фактической фитомассой (табл. 2, рис. 4).

Продуктивность растительности в условиях тундры при значении индекса солнечной радиации, равном 1.25, и индекса влажности, равном 3.20, составит по уравнению фитомассы 4.0 единицы ($\Phi = 1.25 \cdot 3.20 = 4.0$), что соответствует 20 ц/га годового прироста сухого вещества. Такая же продуктивность будет и в лесной зоне, например при сочетании индексов 2.0 (P) и 2.0 (B) или соответственно 2.5 и 1.6 и т. д. В степной зоне $\Phi = 4.0$ при $P = 3.1$ и $B = 1.29$ или $P = 4.0$, а $B = 1.0$. В континентальных условиях субтропической и тропической зон такое же количество фитомассы получается при произведении 8.0 (P) на 0.5 (B) или при $P = 10.0$ и $B = 0.4$ и т. д. Во всех приведенных примерах прирост растительной массы за год, несмотря на резко различные природные условия, равен 20.0 ц/га (4.0 единицы условной фитомассы). Эту закономерность равноценности солнечной радиации и влажности и их взаимозамещающей роли в производстве естественной растительной продукции мы назовем естественным равновесием фитомассы.

ТАБЛИЦА 2

Ежегодный прирост фитомассы в различных природных зонах земного шара (по Л. Е. Родину и Н. И. Базилевич) и прирост условной фитомассы, рассчитанный по индексам солнечной радиации и условий увлажнения (схема на рис. 4)

Основные типы растительности земного шара	Фитомасса по данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич		Условная фитомасса
	типы растительности	фитомасса, ц/га	
I. Полярная зона			
а. Полярные и высокогорные пустыни.	—	—	0—2.5
б. Полярные и высокогорные тундры.	Арктическая тундра.	10	0—15.0
II. Умеренная зона			
а. Пустыни и полупустыни.	—	—	0—6.1
б. Степи.	Степи.	42; 87	0.4—15.3
в. Лесостепи.	—	—	1.1—17.8
г. Леса.	Леса хвойные и лиственные.	30—207	1.6—55.0
	Сосняк брусничник I класса бонитета.	61	11.5
д. Высокогорные леса тропической и субтропической зон.	—	—	4.5—50.0
III. Субтропики			
а. Пустыни и полупустыни.	Пустыни лишайниково-полукустарничковые.	5.1	0—15.2
	Пустыни эфемерово-полукустарничковые.	25	
б. Саванны.	Саванны сухие.	73	6.0—37.8
	Черносаксаульники.	120	
в. Редкостойные леса и кустарники.	—	—	15.4—50.0
г. Леса с сухим периодом года.	Субтропический лавровый лес.	206	20.4—75.7
	Субтропический лиственный лес (средние данные).	245	
д. Влажные леса субтропиков и низкогорные тропические леса.	—	—	30.2—87.0
IV. Тропики			
а. Пустыни и полупустыни.	—	—	0—20.0
б. Саванны.	Саванны (Гана).	120	15.2—50.0
в. Редкостойные леса и кустарники.	—	—	37.8—67.0
г. Леса с сухим периодом года.	—	—	50.0—100.0
д. Влажные вечнозеленые леса.	Влажный тропический лес (средние данные).	342	75.7—100.0

Закономерность равновесия прироста естественной растительной продукции в фитоценозах различных природных зон позволяет количественно устанавливать, какое дополнительное увеличение одного из климатических факторов (или обоих вместе) требуется для получения необходимой или наибольшей фитомассы. Например, в условиях экватора в зоне саванн, где продуктивность растительности при индексе влажности 2.5 равна по схеме (рис. 4) 25 единицам фитомассы (125 ц/га), повышение влажности на один индекс увеличит продуктивность фитоценоза до 35 единиц фитомассы. Для получения оптимального увлажнения необходимо повысить

влажность условий произрастания еще на 6.5 единиц, и тогда уравнение фитомассы будет иметь следующий вид: $\Phi=P\cdot B_0+P\cdot B_1+P\cdot B_2$, где B_0 — действительное (первоначальное) увлажнение, B_1 — первое дополнительное увлажнение, B_2 — второе дополнительное увлажнение. Подставляя в формулу найденные величины, определим объем фитомассы: $\Phi=10\cdot 2.5+$ $+10\cdot 1.0+10\cdot 6.5=100$ ед. (500 ц/га). Для степной растительности умеренной зоны, при естественной продуктивности, равной 42 ц/га (8.37 ед. фитомассы), с параметрами $P=4.5$ и $B=1.86$ количество недостающей до оптимума влаги составит 8.14 индексов, которые получены как разность между 10.0 (оптимум) и 1.86 индексами влажности. В этих условиях $\Phi=$ $=4.5\cdot 1.86+4.5\cdot 8.14=45.0$ ед., или $\Phi=4.5\cdot 10.0$, что составит 225 ц/га. На этой же широте при той же температуре, но в других условиях увлажнения (пустыня, лес и т. д.) можно также за счет изменения влажности повысить (или понизить) продуктивность до необходимой или наибольшей, равной в нашем примере 225 ц/га (45.0 ед. фитомассы). В зависимости от степени изменения условий влажности будет происходить смена видового состава и перестройка биоценоза в целом.

Образование в однородных по температурному режиму условиях равноценной по весу органической массы за счет увеличения влажности до оптимальной можно определить как зональное равновесие фитомассы по влажности.

Продуктивность растительности повысится и при изменении температурного режима. Так, в степных условиях умеренной зоны, где $P=4.5$ и $B=1.86$, при увеличении температуры до оптимальной, свойственной экватору ($P=10$), продуктивность повысится до 18.6 ед. фитомассы, или 93.0 ц/га. Расчеты фитомассы по температурному режиму для любых других условий аналогичны. Данный принцип изменения (выравнивания) прироста в однородных по условиям увлажнения фитоценозах за счет повышения температуры можно назвать температурным равновесием фитомассы.

При идеальном сочетании факторов климата, когда достигнут оптимум влажности и солнечной радиации, фитомасса в том же примере со степной растительностью (как и в любом другом случае) составит 100 единиц ($\Phi=10\cdot 10$). Этот пример равновесия климатических факторов, вплоть до оптимальных, можно охарактеризовать как равновесие фитомассы и климата, или идеальное равновесие. В естественных условиях подобное равновесие наблюдается только в тропической зоне при оптимальных условиях увлажнения.

Безусловно, 500 ц/га не является пределом растительной продукции даже в естественных условиях. Большое значение для роста растений имеет периодичность притока влаги и солнечной энергии. Примером этому служат среднеазиатские тугаи с ежегодным приростом до 765 ц/га (Родин и Базилевич, 1965). Здесь особенно полно используется солнечная радиация при регулярном оптимальном увлажнении корнеобитаемого горизонта. Высокий прирост среднеазиатских тугаев показывает, в какой степени повышается продуктивность растительности в пустынной зоне при значительном уровне равновесия климатических факторов. Однако такое благоприятное сочетание солнечной энергии и влаги сравнительно редко встречается в естественных условиях.

Определенное влияние на прирост органической массы растений имеют почвенно-грунтовые условия, сложение и структура фитоценозов и взаимодействие слагающих их компонентов. Но и эти факторы в свою очередь в значительной степени зависят от климатических условий.

Метод использования климатических факторов (в первую очередь температуры и осадков) для определения величины естественной и искусственной биомассы особенно интенсивно разрабатывается в последние годы. Для лесной растительности Западной Европы (северные и центральные районы) выведены уравнения, позволяющие с определенной точностью проводить оценку прироста древесных растений по климатическим показателям (Patterson, 1956; Weck, 1960). Интересные исследования в этом направлении ведутся и у нас в СССР, о чем свидетельствует совещание, состоявшееся в Ленинграде в 1966 г. (Гуричева, 1966).

Кроме определения фитомассы, схему растительности возможно использовать для оценки экологической амплитуды видов растений. На рис. 5 показаны экологические ареалы, в смысле А. П. Шенникова (1961), пяти древесных пород умеренной зоны.

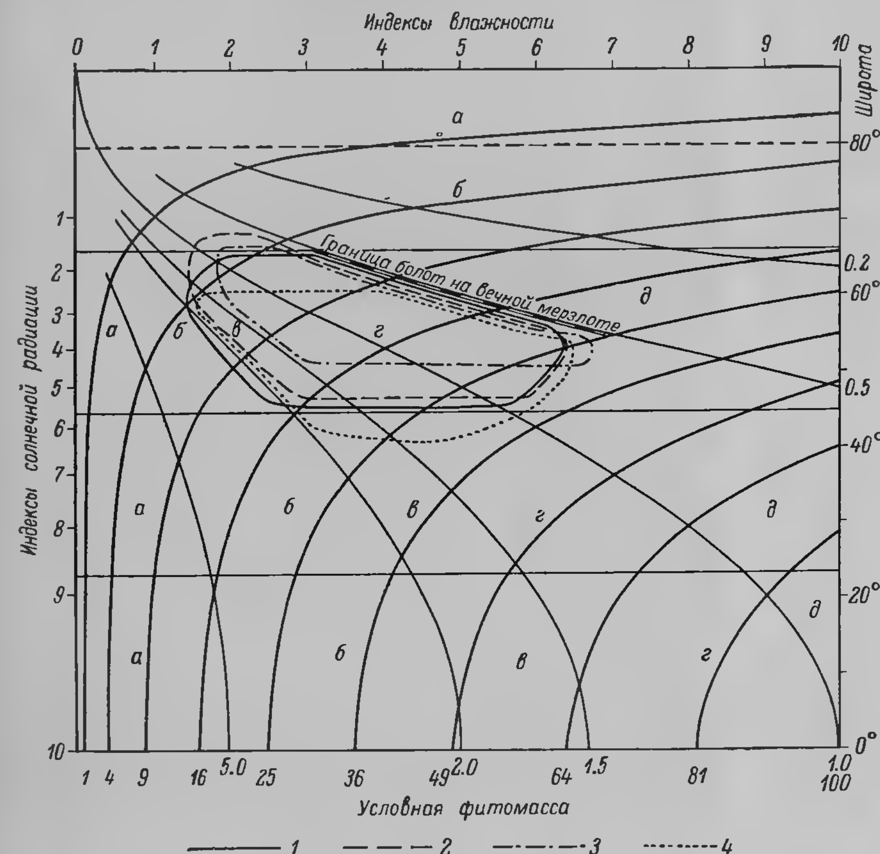


Рис. 5. Экологические ареалы пяти видов древесных пород.

1 — сосна обыкновенная; *2* — лиственница сибирская; *3* — ель европейская и ель сибирская; *4* — дуб черешчатый. Обозначения те же, что на рис. 1 и 4.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П., О. А. Дроздов и Е. С. Рубинштейн. (1952). Курс климатологии. Ч. 1 и 2. — Вавилов Н. И. (1933). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Волобуев В. Р. (1956). Климатические условия и почва. Почвоведение, 4. — Григорьев А. А. и М. И. Будыко. (1956). О периодическом законе географической зональности. ДАН СССР, 107, 1. — Гуричева Н. П. (1966). Совещание по вопросам биологической продуктивности наземных растительных сообществ, 2. О работе симпозиумов. Бот. журн., 8. — Лавренко Е. М., В. Н. Андреев и В. Л. Леонтьев. (1955). Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. Бот. журн., 3. — Правдин Л. Ф. (1964). Сосна обыкновенная. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Черепнин В. Л. (1964). Селекционное значение происхождения семян сосны обыкновенной, их веса и цвета. В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. — Черепнин В. Л. (1965). Изменчивость семян сосны обыкновенной и районирование их заготовки и перемещения в Красноярском крае. В сб.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. — Шенников А. П. (1961). Введение в геоботанику. — Brockmann-Jerosch H. u. E. Rübel. (1912). Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen

Gesichtspunkten. — Patterson S. S. (1956). The Forest Area of the World and its Potential Productivity. — Weck J. (1960). Klimaindex und forstliches Produktionspotential. Ein weiterer Beitrag zum Problem ihrer Korrelation. Forstarchiv, 31, 7.

Институт леса и древесины
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Красноярск.

(Получено 17 IV 1967).

SUMMARY

The proposed scheme of the vegetation of the Earth is graduated by conventional indexes of the solar radiation (plotted along the ordinate) and of the humidity (plotted along the abscissa). The products of the indexes form lines, the numerical characteristics of which are correlated with the distribution and the volume of the actual vegetative matter. The expected value of the mass of the vegetative matter calculated by means of this scheme permits to estimate the potential capacity of production of vegetative matter inherent in each combination of these major climatic factors.

УДК 577.91 : 582.675.1

М. Д. Иоффе

ПРОЦЕСС ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У *ANEMONE NEMOROSA* L. И *ANEMONE RANUNCULOIDES* L.

С 4 рисунками

M. D. YOFFE. THE PROCESS OF FERTILIZATION IN *ANEMONE NEMOROSA* L. AND *A. RANUNCULOIDES* L.

В 1963 г. польской исследовательницей Трела (Trela, 1963а, 1963б) были опубликованы работы, в которых сообщалось, что эндосперм ветреницы дубравной (*Anemone nemorosa* L.) может начинать свое развитие без участия спермия, т. е. отличным от других изученных покрытосеменных способом. Этот вывод сделан ею на основании ряда наблюдений. 1) Эндосперм у этого растения начинает формироваться до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. 2) Число хромосом в ядрах эндосперма соответственно является диплоидным (результат слияния двух гаплоидных полярных ядер) и равно числу хромосом в ядрах зародыша. 3) При постановке эксперимента с кастрацией цветков, оставленных неопыленными, в нескольких, правда немногих, случаях (4.2%) были обнаружены начальные фазы развития эндосперма. Наблюдения Трела над формированием семени показали, что развитие эндосперма часто заканчивается образованием лишь 2—4 слоев клеток, выстилающих полость зародышевого мешка, в результате чего большинство семяпочек, очевидно, недоразвивается. Предпринимавшиеся исследовательницей в течение нескольких лет попытки прорастить семена не увенчались успехом, что, по ее мнению, может быть связано с диплоидным характером эндосперма и как следствие с ненормальным его развитием.

Если оставить в стороне эмбриональное развитие некоторых апомиктичных растений, у которых и яйцеклетка, и центральная клетка способны развиваться без оплодотворения,[1] то у амфимиктов автономное развитие эндосперма известно лишь в единичных случаях, да и то недостаточно убедительно доказанных и заставляющих сомневаться в их достоверности (см. Maheshwari, 1950). Поэтому работы Трела, в которых, помимо морфологических наблюдений, дается также кариологический анализ эндосперма, подтверждающий диплоидный его характер, представляют большой интерес и вызывают необходимость в дальнейших исследованиях для детализации процесса оплодотворения у этого растения. В частности, представляется важным выяснение следующих вопросов: 1) как протекает процесс оплодотворения и какова судьба второго спермия, не принимающего, согласно данным Трела, участия в тройном слиянии; 2) что побуждает к развитию центральное ядро зародышевого мешка; 3) является ли такой уникальный признак, как способность центрального ядра разви-

---

[1] Даже при апомиксисе известны случаи, когда яйцеклетка развивается без оплодотворения, а эндосперм — только после слияния спермия с центральным ядром (см. В. А. Поддубная-Арнольди, 1964).

ваться без оплодотворения, характерным для всего вида *Anemone nemorosa*; 4) не встречается ли он у близких видов. Выяснение перечисленных вопросов и являлось задачей предпринятого исследования.

Материал и методика исследования

Материал для исследования собирался по двум видам — *Anemone nemorosa* и близкому к нему виду *A. ranunculoides*. Сборы производились в 1965—1967 гг. на территории парка Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде и в пригородной зоне Ленинграда (Зеленогорск и Старый Петергоф). Фиксация начиналась незадолго до распускания цветков и продолжалась периодически до созревания семян. Помимо валовых сборов и фиксации, производившейся на месте произрастания растений, производилась также темпоральная фиксация срезанных цветков, принесенных в лабораторию и поставленных в воду. Цветки кастрировались непосредственно перед цветением, опылялись и фиксировались в течение нескольких дней каждые 3—5 часов.

В качестве фиксирующих жидкостей использовались фиксаторы Навашина (10 : 4 : 1) и Карнуа (6 : 3 : 1). Обезвоживание и заключение материала в парафин производились по общепринятой методике. Срезы (толщиною 16—20 микронов) окрашивались реактивом Шиффа по Фельгену и подкрашивались лихт-грюном.

В настоящем сообщении излагается лишь материал, касающийся процесса оплодотворения.

Результаты исследования

В нижней части завязи *A. nemorosa*, как и *A. ranunculoides*, развивается одна фертильная семяпочка, над которой обычно закладывается несколько стерильных семяпочек (рис. 1, *А*). Фертильная семяпочка крассинуцеллятная, однопокровная, с длинным фуникулусом, перемещающим семяпочку к моменту оплодотворения в гипертропное положение. Стерильные семяпочки сидячие, тенуинуцеллятные, беспокровные.

Согласно описанию Трела, зародышевый мешок фертильной семяпочки *A. nemorosa* моноспорический, *Polygonum*-типа. Такой же характер развития свойствен, как известно, фертильной семяпочке *A. ranunculoides* и *A. silvestris* (Кордюм, 1959), *A. crinita* (Жукова, 1965), *A. vitifolia* (Bhandari, 1965).

Все элементы зародышевого мешка *A. nemorosa* крупные соотносительно с размером зародышевого мешка (рис. 2, *В*). Яйцевой аппарат имеет типичное строение. Яйцеклетка грушевидная, с большой базальной вакуолью, синергиды симметрично организованы, каждая с крючковидным выростом в базальной части клетки и с крупной вакуолью на ее апикальном конце. Антиподы в числе трех, очень крупные, как у многих других лютиковых, каждая имеет зауженную базальную часть и расширенную апикальную. Ядра их начинают делиться еще в маленьком бутоне, и, поскольку митозы не сопровождаются цитокинезом, в зрелом зародышевом мешке антиподы приобретают характер ценоцитов (рис. 2, *А—В*). Нередко митозы сопровождаются различными нарушениями, приводящими не к увеличению числа ядер, а к их полиплоидизации. Антиподы очень долго сохраняются в процессе развития семени. Полярные ядра сливаются, как правило, до раскрывания цветка, образуя центральное ядро. Положение центрального ядра может варьировать. Оно лишь изредка располагается около яйцевого аппарата, чаще встречается в центре зародышевого мешка или вблизи антипод.

Ядра яйцевого аппарата отличаются от центрального ядра характером своей хроматизации. Как известно, у многих покрытосеменных растений ядра яйцевого аппарата и центрального ядра к моменту оплодотворения почти совершенно лишены хроматизации и реакция Фельгена не выявляет в них дезоксирибонуклеиновой кислоты (Pavulans, 1940). У изученных ветрениц центральное ядро в зрелом зародышевом мешке действительно является Фельген отрицательным. Ядро же яйцеклетки, так же как и ядра обеих синергид, имеет вполне отчетливую хроматизацию и является Фельген положительным.[1]

Поскольку одной из основных задач настоящей работы представлялось выяснение судьбы второго спермия, не принимающего, согласно Трела,

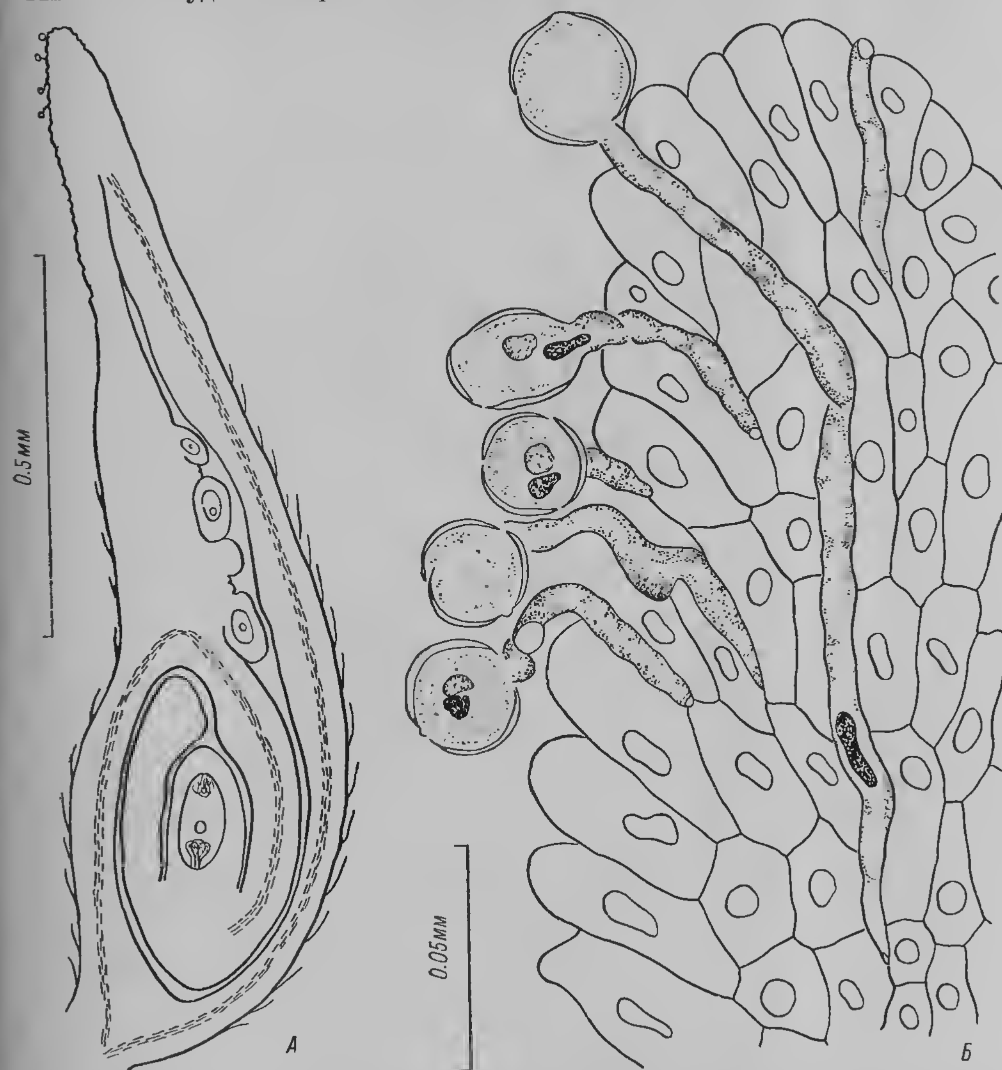


Рис. 1. Прорастание пыльцевых трубок у *A. nemorosa*.

А — продольный разрез через плодолистик (схема); в нижней части завязи фертильная семяпочка, выше — стерильные семяпочки, на рыльце — прорастающие пыльцевые зерна; *Б* — рыльце того же плодолистика при большом увеличении; *В* — часть пыльцевой трубки со спермиями, огибающая крупные сосочковидные клетки внутреннего эпидермиса стенки завязи в районе стерильных семяпочек. *а* — стерильная семяпочка; *б* — спермии; *в* — клетки внутреннего эпидермиса стенки завязи.

участия в формировании эндосперма, исследовалось прорастание пыльцевых трубок на рыльце и на искусственной среде. Пыльцевые зерна ветреницы двухклеточные; они в большом числе прорастают на сосочках рыльца, образуя довольно толстые пыльцевые трубки (рис. 1, *А*, *Б*). Сначала пыльцевые трубки растут по межклетникам ткани столбика, раздвигая соседние клетки, затем по внутреннему эпидермису стенки завязи, состоящему из очень крупных сосочковидных клеток (рис. 1, *В*), обходя на своем пути

[1] Примерно такой же характер хроматизации наблюдается и у ядра яйцеклетки пеонов (Яковлев и Иоффе, 1965).

стерильные семяпочки. В пыльцевую трубку выходят оба ядра — генеративное и вегетативное. Деление генеративного ядра удалось видеть лишь при проращивании пыльцы на искусственной среде, так как прохождение по ткани столбика одновременно многих пыльцевых трубок затрудняет идентификацию структурных элементов, принадлежащих каждой из них. Спермии, обнаруживаемые уже в районе верхних стерильных семяпочек, представляют собою удлиненные, сильно хроматизованные ядра

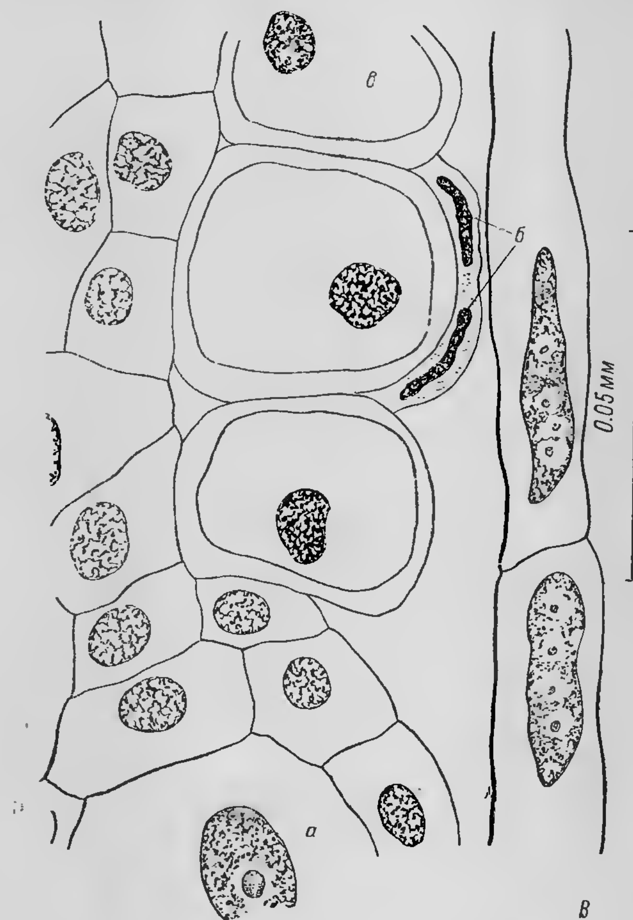


Рис. 1 (*продолжение*).

(цитоплазму без применения специальных методик обнаружить не удалось) и находятся обычно очень близко друг к другу (рис. 1, *В*). В зародышевый мешок они попадают одновременно после излияния содержимого пыльцевой трубки в одну из синергид.

В противоположность данным Трела, полученным ею при изучении ветрениц дубравных, произрастающих в различных районах Польши, исследование растений этого же вида, произрастающих в Ленинграде и его окрестностях, показало, что оплодотворение совершается у них типичным для покрытосеменных путем и довольно точно следует описанию, данному, например, для *Scilla sibirica* Е. Н. Герасимовой-Навашиной и Т. Б. Батыгиной (1958) и Е. Н. Герасимовой-Навашиной и С. Н. Коробовой (1959). Пыльцевая трубка ветреницы дубравной проникает в одну из синергид и изливает в нее свое содержимое. Ядро синергиды при этом съеживается, уменьшаясь в объеме, но оно довольно долго остается хорошо различимым. Как и у сциллы, оно сохраняет свое положение в базальной части синергиды. Освободившиеся из пыльцевой трубки спермии попадают на женские

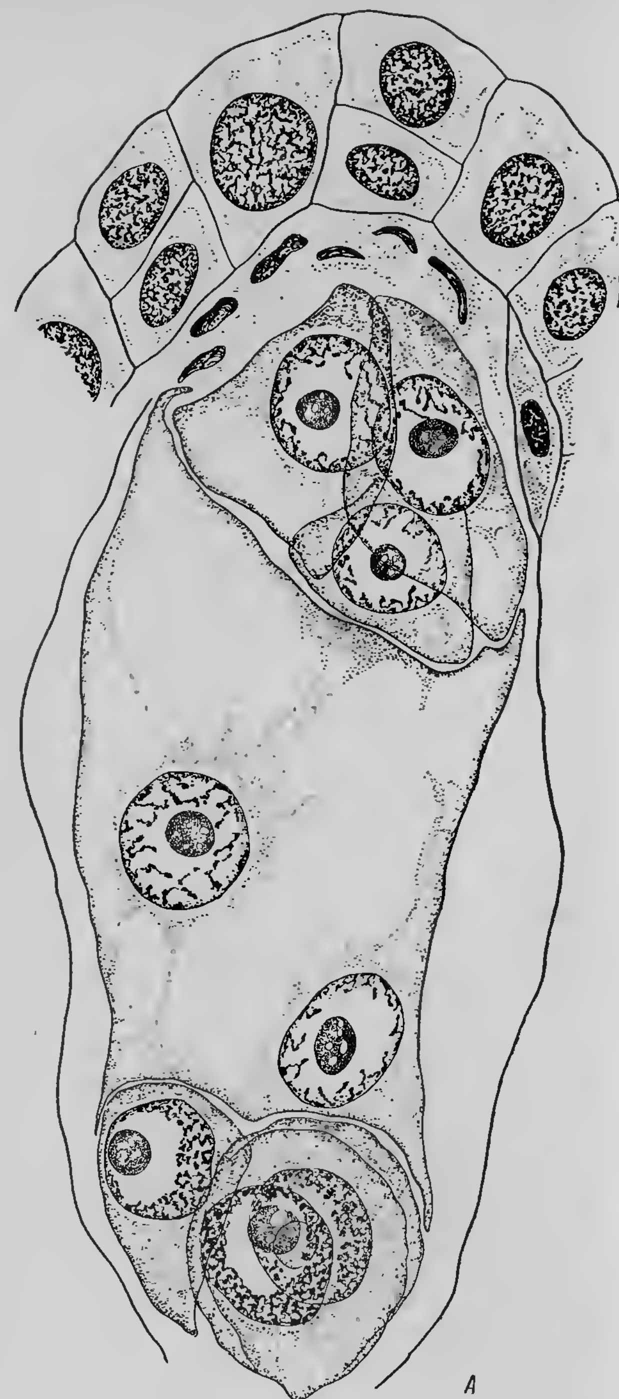


Рис. 2. Некоторые моменты формирования зародышевого мешка в бутонах *Anemone nemorosa* на продольных срезах.

А — зародышевый мешок маленького бутона; для элементов яйцевого аппарата уже характерна определенная ориентация ядер; полярные ядра еще разделены вакуолью, антиподы одноядерные;

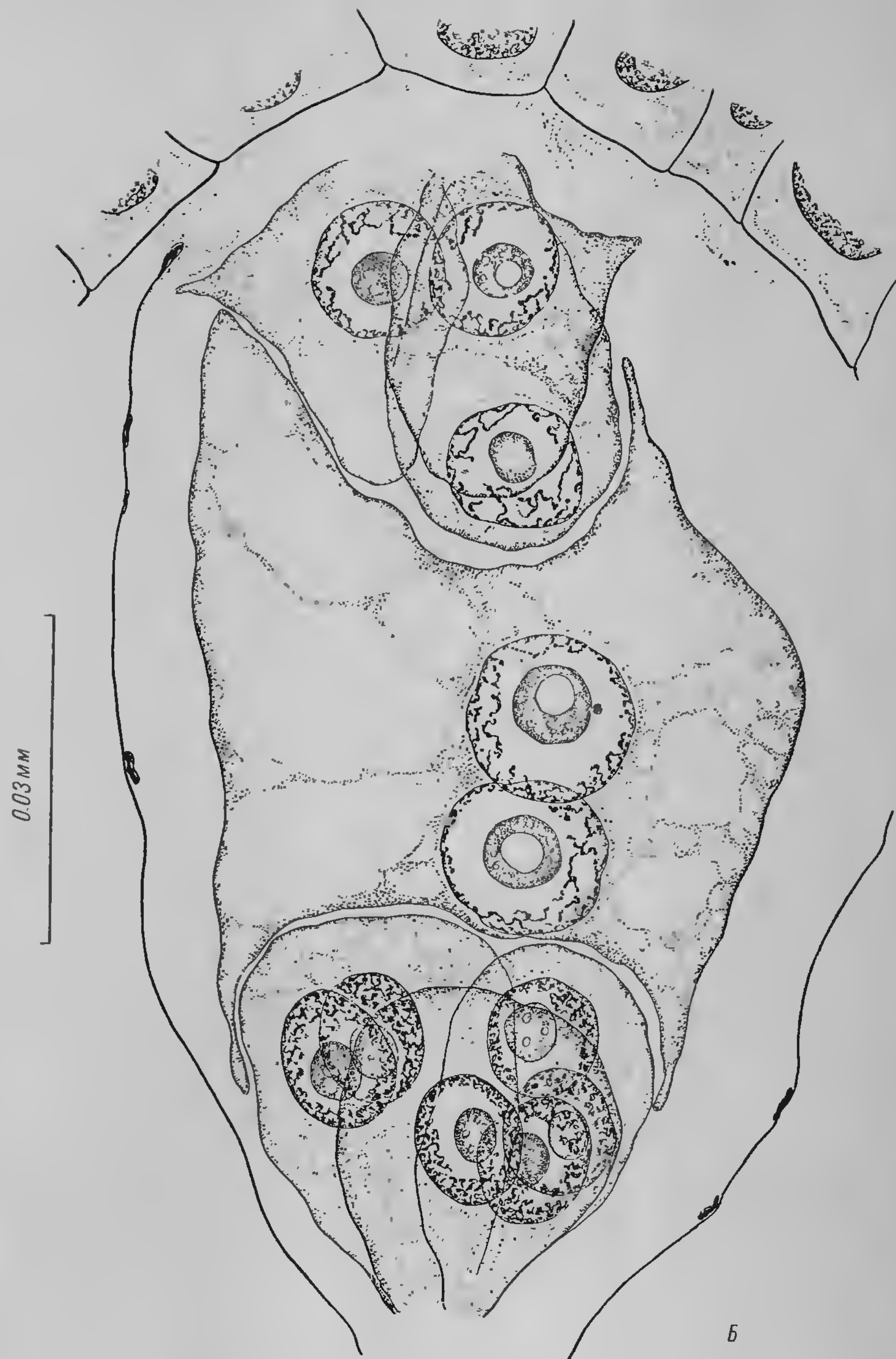


Рис. 2 (*продолжение*).

Б — то же в более крупном бутоне: синергиды приобрели характерные для них базальные выросты; полярные ядра сближены перед слиянием, имеют одинаковый размер; антиподы двуядерные;

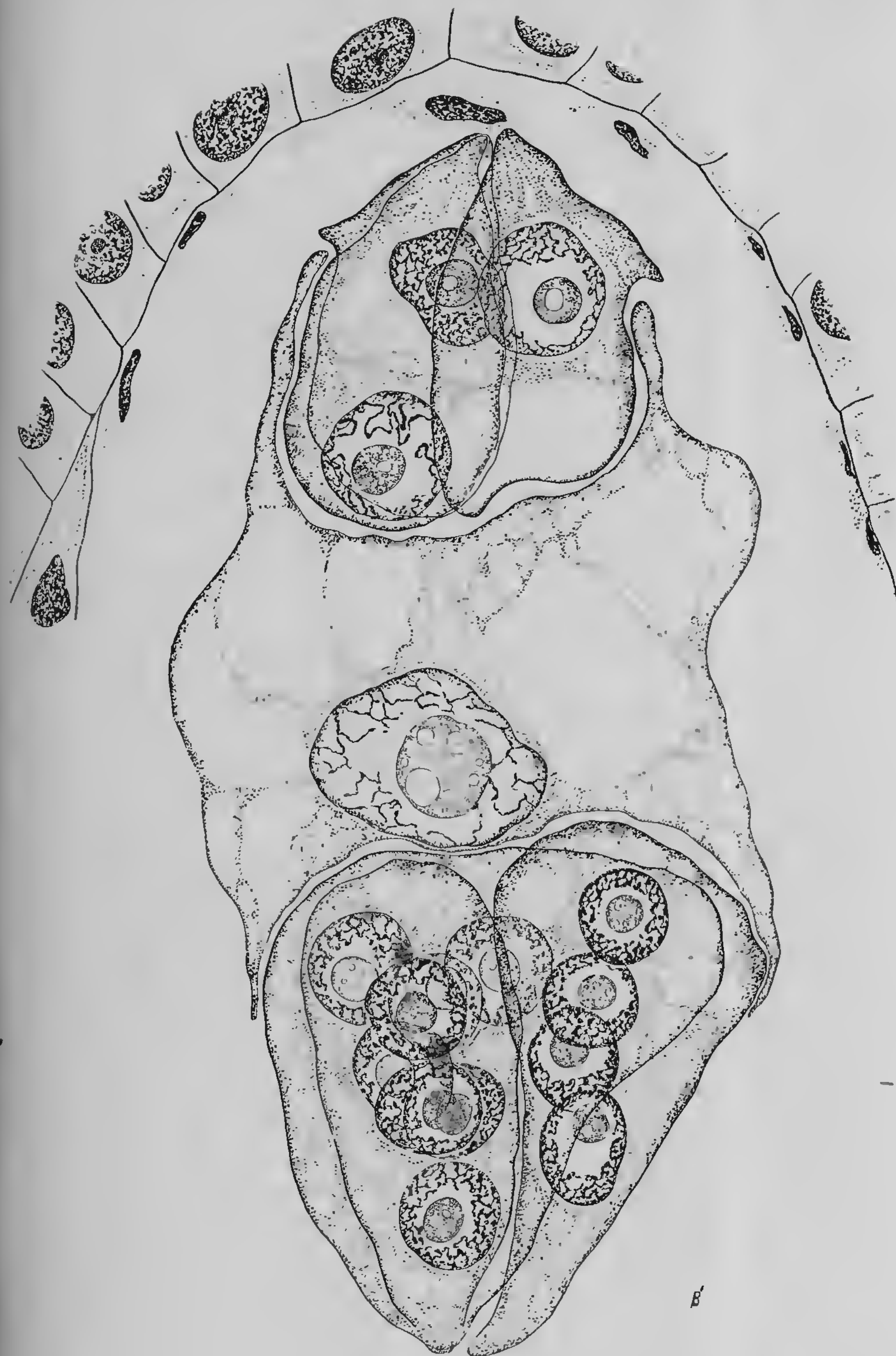


Рис. 2 (*продолжение*).

В — зародышевый мешок полностью сформирован и не достиг лишь еще своих окончательных размеров; полярные ядра слились и образовали центральное ядро, примыкающее к антиподам; антиподы стали четырехъядерными.

ядра, где и претерпевают цикл своих превращений. Детали этого процесса представляли для нас особый интерес.

Как уже сказано, согласно Трела, центральное ядро начинает делиться до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок, между тем по этому вопросу известны и другие данные. В 1901 г. Гиньяр (Guignard) описал двойное оплодотворение у некоторых представителей сем. *Ranunculaceae*, в том числе и у *Anemone nemorosa*. И хотя, судя по приведенным в его работе иллюстрациям, непосредственного контакта спермия с центральным ядром ему наблюдать не удалось, все же рисунки Гиньяра заставляют предполагать, что развитию эндосперма предшествует вхождение в зародышевый мешок пыльцевой трубки, вносящей в него спермии. Отсюда можно было бы сделать вывод (согласовывая как-то данные Трела и Гиньяра), что если даже непосредственного слияния спермия с центральным ядром у ветреницы дубравной не происходит (против этого говорит диплоидный характер ядер эндосперма, выявленный Трела), то, очевидно, спермий, подходящий к центральному ядру, а может быть, и контактирующий с ним, играет роль стимулятора, побуждающего центральное ядро к развитию. Поэтому основное внимание и было уделено изучению поведения спермиев в зародышевом мешке. Полученный благодаря темпоральной фиксации материал дал возможность последовательно проследить их взаимоотношения с женскими ядрами и не подтвердил высказанного выше предположения о том, что отношения одного из спермиев с центральным ядром могут ограничиваться лишь их контактированием.

Рис. 3, показывающий некоторые фазы растворения спермиев в женских ядрах, не оставляет сомнения в том, что у *A. nemorosa* происходит не только полное объединение одного из спермиев с ядром яйцеклетки (верхние ряды A, A_1), но что таким же объединением завершается и контакт второго спермия с центральным ядром (нижние ряды $Б$, $Б_1$). Слияние спермия с центральным ядром всегда сопровождается выделением одного или нескольких дополнительных ядрышек, которые хотя встречаются в очень редких случаях и в неоплодотворенном центральном ядре, но имеют там другой размер и характер. Мужской хроматин при растворении сохраняет некоторое время свою локализацию, иногда это выявляется даже в профазе, при переходе ядра к делению.

Почти одновременно с растворением спермия в центральном ядре происходит растворение другого спермия в ядре яйцеклетки. Ядро яйцеклетки *A. nemorosa* также, как правило, имеет до оплодотворения лишь одно ядрышко, и появление дополнительных ядрышек является надежным признаком происшедшего оплодотворения, на что совершенно справедливо указывал в отношении этого растения еще Гиньяр (Guignard, 1901). Мужской хроматин и в ядре яйцеклетки долго сохраняет свою индивидуальность, тем более что к самому делению зигота приступает значительно позднее, чем первичное ядро эндосперма. В связи с этим и рост зиготы начинается несколько позже, чем происходит увеличение размера центрального ядра.

Таким образом, как это видно на приведенных рисунках, растворение обоих спермиев в женских ядрах происходит почти синхронно; слияние их с последними осуществляется по премитотическому типу (Герасимова-Навашина, 1951, 1954, 1957 г.), при котором объединение половых ядер происходит до первого митоза. В центральном ядре это слияние заканчивается несколько раньше, чем в яйцеклетке, и после непродолжительной интерфазы первичное ядро эндосперма приступает к делению (рис. 3, *1—6*). В яйцеклетке соответственно растворение спермия заканчивается позже и несколько более продолжительным является период митотического покоя. Поэтому при иллюстрации последовательных фаз объединения женских ядер с мужскими состояние их в одном и том же зародышевом мешке показано лишь на рис. 3, *1—6*; изображенные на рис. 3, *9* первые два ядра эндосперма уже не сопоставляются с имеющейся в данном зародышевом мешке зиготой, ибо характер ее мало отличается от представленного на рис. 3, *6*. Только при уже значительном числе ядер эндосперма можно наблюдать зиготу в покоящемся состоянии и переход ее к профазе. Так, рис. 3, *7* изображает ее в покоящемся состоянии в то время, когда в зародышевом мешке содержится примерно 60 ядер эндосперма, в профазу же зигота вступает (рис. 3, *8*) при наличии более 70 ядер эндосперма.

Очень часто, как на это указывают Гиньяр (1901) и Трела (1963а), в зародышевый мешок *A. nemorosa* попадает более чем одна пыльцевая трубка. Первая пыльцевая трубка входит всегда через одну из синергид, вторая разрушает вторую синергиду. Нам ни разу не встретились случаи, о которых пишет Трела, чтобы вошедшие пыльцевые трубки оставили синергиды неразрушенными или вошли бы через одну и ту же синергиду. Надо отметить, что *Anemone nemorosa*, так же как и *A. ranunculoides*, являются превосходными объектами для изучения процесса двойного оплодотворения. Все структуры зародышевого мешка, как и пыльцевых трубок, достаточно крупные, и распознавание их не представляет большого труда. После того как Е. Н. Герасимовой-Навашиной были показаны на сложноцветных и лилейных закономерности локализации в зародышевом мешке мужских и женских структурных элементов, идентификация их и у других растений стала довольно простым делом. Этому особенно способствует, конечно, широкое внедрение в методику эмбриологических исследований Фельгеновской реакции, дающей специфическое окрашивание интересующих исследователя структур зародышевого мешка.

Дополнительная пыльцевая трубка попадает в оставшуюся неразрушенной синергиду не одновременно с основной, а, как правило, через некоторое время. При этом и сама синергида, и ее ядро, остающееся в базальной части клетки, разрушаются, а излившееся содержимое пыльцевой трубки с форменными элементами (ядром пыльцевой трубки и двумя спермиями) попадает в зародышевый мешок, где они обнаруживаются в течение довольно продолжительного времени, а именно даже при наличии 2—3-клеточного зародыша.

В связи с этим нам кажется не совсем правильно интерпретированным Трела (1963а) ее рис. 7 на стр. 6. На нем, несомненно, изображена не яйцеклетка, как это следует из подписи, а зигота. Об этом говорит наличие двух ядрышек. Что же касается четырех элементов, которые Трела принимает за спермии, то, по-видимому, они представляют собою элементы дополнительной пыльцевой трубки (два спермия+ядро пыльцевой трубки) и ядро второй синергиды.

Мы не ставили специальных экспериментов для выяснения вопроса, способно ли центральное ядро развиваться без оплодотворения (такие опыты были поставлены Трела с кастрированными и неопыленными растениями). Однако была использована возможность анализировать эксперименты, поставленные самой природой. В изучавшемся материале, взятом как в природе, так и после искусственного опыления, было обнаружено значительное число зародышевых мешков, в которые не попали пыльцевые трубки, несмотря на то что прошло достаточно длительное время после того, как цветок раскрылся или даже был опылен. Деформации элементов таких зародышевых мешков не наблюдалось; наоборот, происходило значительное разрастание самого зародышевого мешка и некоторое увеличение его элементов — яйцевого аппарата и центрального ядра, сопровождающееся даже несколько более заметной хроматизацией ядер. Однако ни в одном из таких случаев не наблюдалось деления или подготовки к делению какого-либо из женских ядер; их делению всегда предшествовало проникновение в синергиду пыльцевой трубки.

Изучение процесса оплодотворения у другого вида — ветреницы лютичной (*A. ranunculoides*) — проводилось на материале одного лишь места обитания, а именно на растениях, произрастающих в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова в Ленинграде. Вследствие однотипности строения завязи и семяпочек (как фертильной, так и стерильных) у обеих ветрениц сходным образом происходит у них и прорастание пыльцевых трубок. Не обнаружено существенных различий и в осуществлении самого процесса двойного оплодотворения. Пыльцевая трубка *A. ranun-*



Рис. 3. Последовательные фазы объединения спермиев с яйцеклеткой (ряды $А$ и $А_1$) и **центральным ядром** (ряды $Б$ и $Б_1$) у *A. nemorosa*.

1—6 — оплодотворяющиеся ядро яйцеклетки и центральное ядро из одного и того же зародышевого мешка; *7*, **8** — переход ядра зиготы к профазе; *9* — первые два ядра эндосперма.

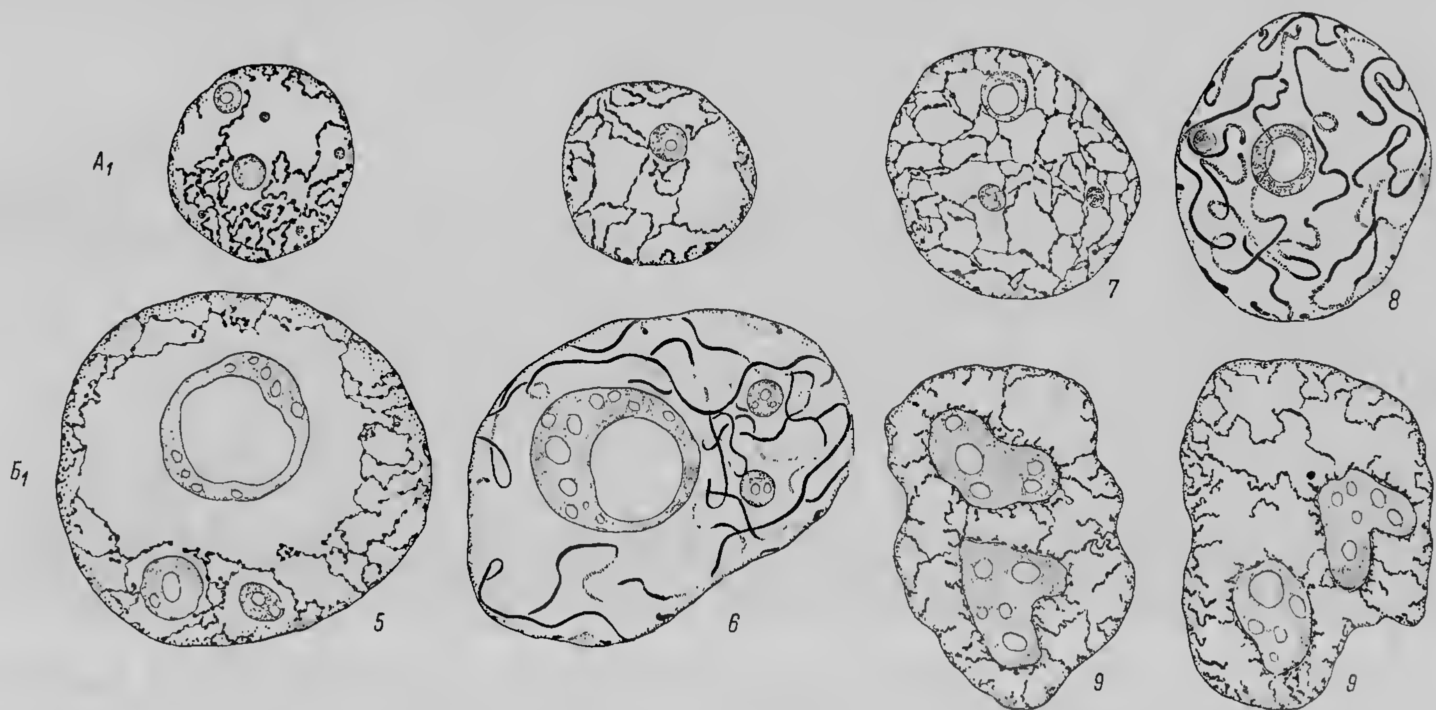


Рис. 3 (***продолжение***).

culoides также попадает в одну из синергид, вызывая ее разрушение. Деформированное ядро синергиды сохраняет, как правило, свое положение на уровне ядра второй синергиды, а спермии подходят к женским ядрам, с которыми и объединяются (рис. 4, *А—В*).

На рис. 4, *А* при сопоставлении его с рис. 2, *В* обращает на себя внимание различный характер антипод — у *А. ranunculoides* они 1-ядерные, у *А. nemorosa* — 4-ядерные. Это тем более может показаться странным, что изображенный зародышевый мешок ветреницы лютичной находится в более поздней фазе развития (в нем уже идет процесс оплодотворения), чем только что сформировавшийся зародышевый мешок ветреницы дубравной из еще нераспустившегося цветка. Естественно, что по этим рисункам может составиться впечатление о разном характере развития антипод у исследованных ветрениц. Между тем большого различия в формировании антипод у них не выявлено. Различная структура изображенных антипод объясняется варьированием самого характера их дифференциации, свойственным обоим видам.

Выше уже отмечалось, что митозы в антиподах могут проходить нормально, приводя к увеличению числа их ядер, а могут сопровождаться различными нарушениями, приводящими к увеличению плоидности без изменения числа самих ядер. Нарушения эти, судя по данным Трела (1963а), носят различный характер и в том числе могут привести к формированию реституционных ядер. Нами характер деления ядер антипод детально не прослеживался, однако уже одно лишь изучение ядер антипод, изображенных на рис. 4, *А*, и сопоставление их с ядрами в менее сформированных зародышевых мешках приводит к убеждению в том, что они имеют полиплоидный характер. Об этом, в частности, говорят увеличенное число ядрышек и очень значительно увеличенные размеры самих ядер.

Таким образом, исследованный материал позволяет сделать выводы, что и у *Anemone nemorosa* и у *А. ranunculoides*, собранных в Ленинграде и его окрестностях, развитие эндосперма происходит в результате нормально протекающего двойного оплодотворения. Дальнейшее формирование эндосперма в процессе развития семени, как показывают предварительные данные, также идет нормально, в результате чего в зрелом семени он выполняет всю полость зародышевого мешка. Это не согласуется с данными Трела, согласно которым в большинстве семяпочек *А. nemorosa* развитие эндосперма приостанавливается после образования 2—4 слоев клеток, выстилающих полость зародышевого мешка.

Представляло бы большой интерес сопоставить способность к прорастанию семян ветреницы дубравной, собранных в Ленинградской области, с данными Трела. Согласно ее данным (1963а), семена *А. nemorosa*, собранные в Польше, будучи посеяны в условиях, близких к естественным, в течение трех лет не дали всходов, что она связывает с переходом растения на вегетативный путь размножения и как следствие с ненормальным развитием эндосперма. В настоящее время таких прямых сопоставимых данных у нас нет, однако можно высказать предположение, что и в этом вопросе результаты окажутся иными. Для такого предположения есть определенные основания. Одно из них базируется на представленном в настоящей статье материале, показывающем, что у *А. nemorosa* Ленинградской области в результате нормально протекающего двойного оплодотворения формируется полноценное семя с характерным для некоторых лютиковых маленьким слабо дифференцированным зародышем и обильно развитым эндоспермом. Второе основание связано с результатами опытов Г. П. Рысиной, проведенных ею в Лаборатории лесоведения АН СССР.

Опыты Г. П. Рысиной (1967), изучавшей биологию прорастания семян лесных травянистых растений Московской области, показали, что при

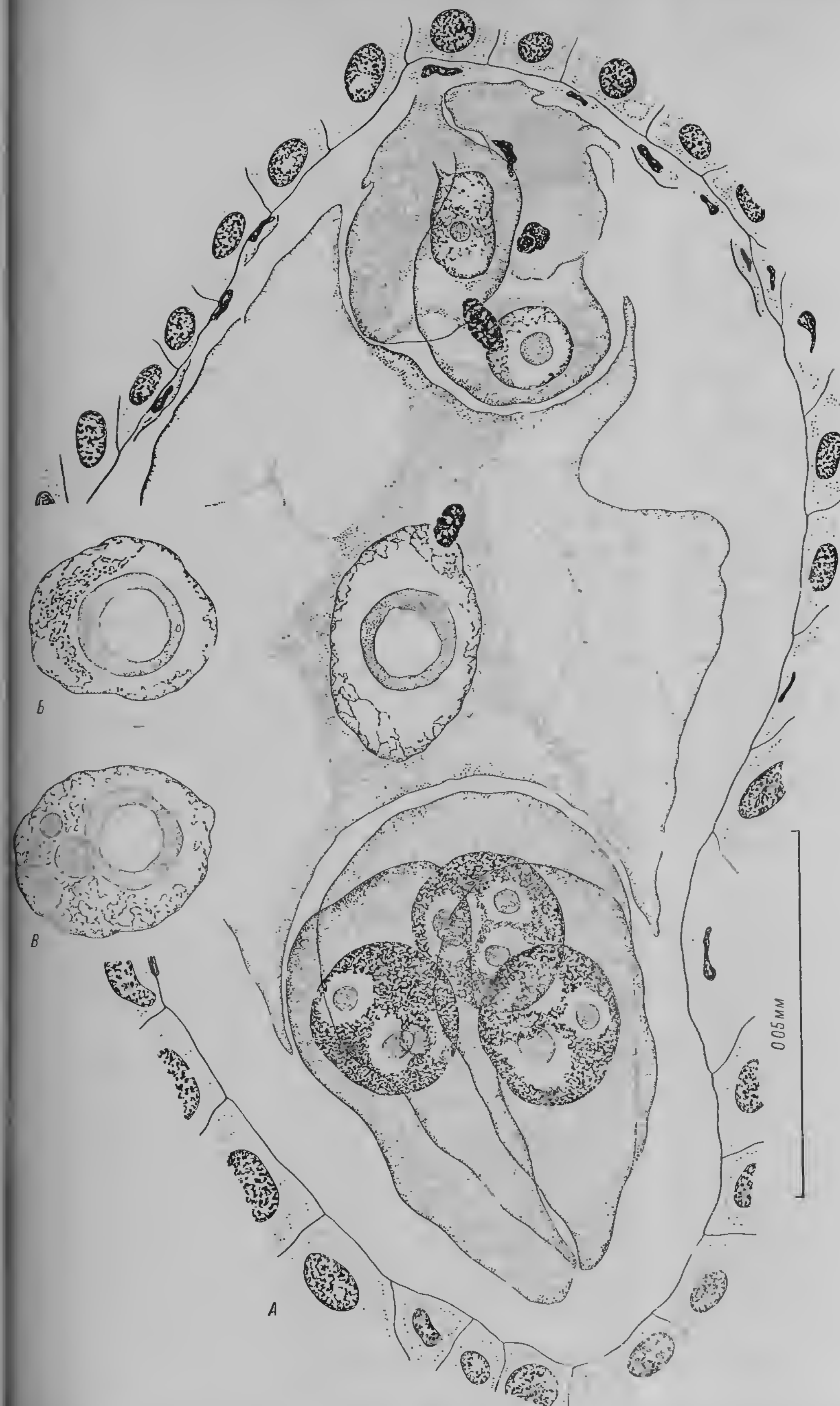


Рис. 4. Оплодотворение у *А. ranunculoides.*

А — спермии находятся в контакте с ядром яйцеклетки и центральным ядром; *Б* — растворение спермия в центральном ядре; *В* — выделение дополнительных ядрышек в результате объединения центрального ядра со спермием.

благоприятных условиях температуры и влажности семена *A. ranunculoides*, близкой к *A. nemorosa*, посеянные в начале лета (вскоре после их созревания), уже осенью того же года нормально прорастают и дают всходы. В 1967 г. подобные же опыты были заложены Рысиной и с ветреницей дубравной. Результаты их еще не опубликованы, но с любезного разрешения автора можно сообщить, что и они дали аналогичный результат: собранные в конце весны семена были посеяны в лабораторных условиях и в природе — в лесу и на питомнике. В течение лета наблюдался внутрисеменной рост зародыша, а к середине октября семена уже проросли, причем посеянные в лесу дали даже всходы и в этом состоянии ушли под снег.

Таким образом, сопоставление данных настоящего исследования с данными Трела показывает большие различия в характере формирования семени у ветреницы дубравной, произрастающей в различных местах обитания — на территории Польши и в Ленинграде и его окрестностях. Эти различия касаются таких кардинальных признаков, как характера процесса оплодотворения (в первом случае только сингамия без тройного слияния. во втором — нормально протекающее двойное оплодотворение), формирования эндосперма (в первом случае, в результате автономного его развития, формирование преждевременно приостанавливается, во втором происходит нормальное заполнение им полости зародышевого мешка), способности семян к прорастанию (в. первом случае проращивание семян пока не привело к положительным результатам, во втором есть определенные основания полагать, что семена обладают нормальной всхожестью).

Наличие у растений одного вида таких резких различий в характере формирования эндосперма и семени в целом требует для интерпретации этого явления дальнейших исследований, и в первую очередь определения соматического числа хромосом,[1] а также и числа хромосом в ядрах эндосперма.

Особенный интерес представляло бы дополнительное изучение польского материала. Оно могло бы дать ответ на некоторые вопросы, поставленные перед настоящим исследованием и не нашедшие ответа, поскольку явление, обнаруженное на популяциях *A. nemorosa*, произрастающих в Польше, — автономное развитие эндосперма — оказалось нехарактерным для популяций этого растения, произрастающих в Ленинграде и его окрестностях.

Приношу свою благодарность Т. Е. Фрейберг за помощь в сборе материала и приготовлении препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1951). Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 2. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. дисс. БИН АН СССР, Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. и Т. Б. Батыгина. (1958). Оплодотворение у *Scilla sibirica*. Andrews. Бот. журн., 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. и С. Н. Коробова. (1959). О роли синергид в процессе оплодотворения. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64 (5). — Жукова П. Г. (1965). Развитие семяпочки и макроспорогенез у *Anemone crinita* Juz., Бот. журн., 4. — Кордюм Е. Л. (1959). Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства Лютиковых. Автореферат канд. дисс. Киев. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Рысина Г. П. (1967). К биологии прорастания семян и развития всходов некоторых лесных травянистых растений. Бюлл. ГБС, 64. — Яковлев М. С. и М. Д. Иоффе. (1965). Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* L. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Bhandari N. N. (1965). Studies in the family *Ranunculaceae*, VIII. Variations in the development of the embryo sac of *Anemone vitifolia* Buch.-Ham. ex Dc. Phytomorphology, 15, 3. — Guignard L. (1901). La double fecondation chez les Renonculacées. Journ. Bot., 15. — Mabeshwari P. (1950). An introduction to the embryology of angiosperms. New York. — Pavulans J. (1940). Über die Nuclealreaction in Embryosäcken und Pollenkörnern einiger Angiospermen. Protoplasma, 34. — Trela Zofia. (1958). Cytological studies in species

[1] Известно, что вид *Anemone nemorosa* включает в себя биотипы с разным числом хромосом (Трела, 1958).

of the genus *Anemone* L., occurring in Poland. Acta Biol. Crac., s. Bot., 1. — Trela Z. (1963a). Embryological studies in *Anemone nemorosa* L. Acta Biol. Crac., s. Bot., VI. — Trela Z. (1963б). Cytological studies in the differentiation of the endosperm in *Anemone nemorosa* L. Acta Biol. Crac., s. Bot., VI.

SUMMARY

THE PROCESS OF FERTILIZATION IN ANEMONE NEMOROSA L. AND A. RANUNCULOIDES

In both investigated species the process of double fertilization proceeds normally according to the premitotic type. The endosperm as in other angiosperms is developed only after the triple fusion and fills the whole embryo sac cavity of a mature seed. Our data differ from those of the Trela, who discovered in *Anemone nemorosa* an autonomic endosperm development without sperm participation resulting in uncomplete formation of the endosperm.

The finding in plants of the same species of such distinct differences in the character of endosperm and seed formation requires further investigations.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 I 1968).

УДК 581.143.6 : 582.892

Р. Г. Бутенко, И. В. Грушвицкий и Л. И. Слепян

ОРГАНОГЕНЕЗ И СОМАТИЧЕСКИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРЕ ТКАНЕЙ ЖЕНЬШЕНЯ И ДРУГИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PANAX* L.

С 2 таблицами рисунков

R. G. BUTENKO, I. V. GRUSHVITZKY AND L. I. SLEPIAN. ORGANOGENESIS AND SOMATIC EMBRYOGENESIS IN THE TISSUE CULTURE OF GINSENG (*PANAX GINSENG* C. A. MEY.)

Получение культуры ткани женьшеня *Panax ginseng* C. A. Mey. и других представителей р. *Panax* L. интересно с различных точек зрения. Это относится в первую очередь к идее использования тканей женьшеня, культивируемых in vitro в качестве продуцента биологически активных веществ, находящих ныне все более широкое применение в медицине. На второе место следует поставить вопросы изучения роста и регенерации этих древних реликтовых форм растений, биология которых имеет ряд своеобразных особенностей (Грушвицкий, 1961, 1963). Сопоставление в культуре in vitro интенсивности роста различных представителей р. *Panax*, а также их способности к органогенезу и соматическому эмбриогенезу в сравнении с регенерационной способностью целых растений представляет большой биологический интерес.

В настоящей статье приводятся результаты работы с культурами тканей женьшеня и трех других наиболее известных представителей рода *Panax* [1] — панакса японского *P. japonicus* C. A. Mey., панакса пятилистного (американского) *P. quinquefolius* L. и панакса ложный женьшень (вьетнамского) *P. pseudo-ginseng* Wall. В нашу задачу входило сопоставить особенности роста и морфогенеза, наблюдаемые в культуре in vitro, на тканевом и органном уровнях с поведением проростков из семян, а затем и целого растения в условиях in vivo.

Материал и методика

Для получения пассированной каллюсной культуры из разных тканей различных органов растений видов р. *Panax* применялась следующая стандартная методика с небольшими модификациями в отдельных случаях.

От растений 4—5-летнего возраста были взяты корни, листовые пластинки, листовые черешки, цветоносы. Кусочки тканей этих органов тщательно мыли щеткой с мылом, промывали водой и затем протирали 96 этиловым спиртом; в стерильной комнате их стерилизовали в растворе сулемы (0.1% в течение 10—20 мин. в зависимости от характера ткани), затем промывали в четырех порциях стерильной воды по 15 мин. в каждой.

[1] Попытки ввести в культуру ткани эксплантаты из корневых клубней американского карликового женьшеня *P. trifolius* L. не имели успеха из-за инфецированности материала.

Первоначально взятую часть органа после такой обработки асептически делили на сегменты величиной около 4×4 мм. Изолированные участки тканей помещали на твердую (агаровую) питательную среду в пробирки 22×200 мм с 20 мл среды и переносили для инкубации в темную комнату с кондиционированными условиями, где постоянно поддерживается температура +26±1° и относительная влажность воздуха 70%.

От *P. ginseng* и *P. japonicus* были получены культуры тканей корня, листа и листового черешка, от *P. quinquefolius* — культуры из корня и цветоноса и, наконец, от *P. pseudo-ginseng* — культура корневого происхождения.

Особенности роста в культуре ткани у представителей р. *Panax*

Первый клон ткани корня женьшеня был получен в октябре 1960 г. от 4-летнего растения, доставленного с плантации на Ю. Сахалине (Бутенко, 1962, 1964).

На питательную среду Уайта (White, 1954 г.) с добавлением к ней микроэлементов по Хеллеру, витаминов по Уайту, 2% сахарозы, 0.2 мг/л 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4 Д), 1 мг/л аденина и 10% кокосового молока асептически переносили кусочки ткани корня размером 3×4 мм.

Через 20 дней в нескольких пробирках было отмечено хорошее каллюсообразование, и на 41-й день новообразованные каллюсные ткани были пересажены на свежую питательную среду. В дальнейшем пересадки этой ткани проводили 1 раз в 6—7 недель; кусочек ткани для пересадки брали весом около 70 мг.

В течение 22 пассажей (до 22 ноября 1963 г.) с тканями проводили опыты по определению оптимального для роста культуры состава среды. Были испытаны смеси минеральных макросолей и микроэлементов по прописям Уайта, Хеллера, Нича и Мурасиге-Скуга, различные комбинации стимуляторов роста (2,4 Д, АНУ, ИУК) с нуклеиновыми соединениями (кинетин, аденин), кокосовое молоко в концентрации от 5 до 10% по объему, гидролизат казеина в концентрациях 50, 100, 200 и 1000 мг/л, феруловая и сорбиновая кислоты.

Оптимальной средой для роста корневой ткани женьшеня оказалась среда следующего состава: минеральные соли и микроэлементы по прописи Мурасиге и Скуга; сахароза — 3%, мезоинозит — 80 мг/л, пантотенат кальция — 5 мг/л, тиамин — 0.4 мг/л, сорбиновая кислота — 10 мг/л, α-нафтил-уксусная кислота — 2 мг/л, кинетин — 0.5 мг/л (среда данного состава в дальнейшем была использована для выращивания в пересадочной культуре тканей и других представителей р. *Panax* L.).

Культура ткани корня женьшеня на этой питательной среде растет сравнительно интенсивно, образуя за 6—7 недель выращивания от кусочка в 70 мг массу ткани весом около 10 000 мг.

В 1965 г. (28 апреля) были получены новые клоны культуры тканей от различных органов как женьшеня, так и впервые от других представителей р. *Panax* L.

Исходный материал для этой работы был выращен И. В. Грушвицким в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР из семян, полученных из Канады (*P. quinquefolius*), Японии (*P. japonicus*), Демократической Республики Вьетнам (*P. pseudo-ginseng*). Растения *P. ginseng* были выращены из семян оранжерейных же растений корейского происхождения. В том же 1965 г. (17 ноября) была получена культура ткани *P. ginseng*, исходным материалом для которой послужил корень дикорастущего женьшеня, найденный в тайге и любезно присланный нам П. П. Воробьевой из Института биологически активных веществ Дальневосточного филиала СО АН СССР.

Для получения каллюсообразования в последних случаях использовалась питательная среда Мурасиге и Скуга, подобная той, на которой пассировались культуры, но с изменением в ней содержания кинетина до

0.2 мг/л (в клонах от 28 апреля 1965 г.) или с заменой АНУ и кинегина на 1.0 мг/л 2,4 Д, 1.0 мг/л аденина и 10% кокосового молока (клоны от 17 ноября 1965 г.) Названные культуры в охарактеризованных условиях проявляли хороший рост и в большинстве случаев органогенез.

Характеристика органогенеза и условий его проявления

Еще в ходе первого опыта с женьшенем было отмечено изменение морфологических особенностей культуры по мере ее развития. Из рыхлой массы кремового цвета, среди которой можно было заметить очаги более светлой и плотной ткани, культура превратилась в однородную, рыхлую тканевую массу чисто белого цвета (табл. I, *1*). Это превращение сопровождалось потерей способности ткани к образованию корней. Если до 10-го пассажа в каллюсной ткани образовывались многочисленные всасывающие корешки, то после 10-го пассажа (через $1^1/_2$ года после начала выращивания в культуре in vitro) ткань стала расти по типу неорганизованного роста.

Культуры тканей женьшеня и панакса японского, полученные в дальнейшем из тканей листа, листового черешка и корня, а также культуры тканей панакса пятилистного, развившиеся из тканей корня и цветоноса, различались рядом морфологических и физиологических признаков, относящихся к консистенции культуры, ее цвету, способности к органогенезу и интенсивности роста. Ткань корня ложный женьшень (вьетнамского происхождения) в культуре растет очень медленно, отличается большой плотностью и до 10-го пассажа образовывала щетку коротких всасывающих корней.

Корнеобразование отмечено также в культуре тканей женьшеня (табл. I, *2*, *3*, *4*) и панакса японского, происходящих от тканей листа, листового черешка и корня, для культур тканей панакса пятилистного (корневого происхождения) и тканей дикорастущего женьшеня. Ткань панакса пятилистного, развившаяся из ткани цветоноса, растет только неорганизованно и отличается большей интенсивностью роста, чем культура ткани того же растения корневого происхождения.

В целом по способности к каллюсообразованию и корнеобразованию в культуре in vitro виды р. *Panax* можно ориентировочно расположить в следующий ряд, начиная с наиболее активных в этом отношении *P. japonicus*, *P. ginseng*, *P. quinquefolius*, *P. pseudo-ginseng*. Заслуживает упоминания, что точно такой же ряд получился в параллельном опыте авторов по укоренению листовых черенков этих видов в парничке в оранжерее (Грушвицкий, Слепян и др., 1968).

Во многих случаях от каллюса на раневой поверхности черенка, особенно у панакса японского, образовывалась щетка из коротких всасывающих корней (табл. I. *5*), весьма сходная по виду с таковой в культуре in vitro.

Всасывающие корни, образуемые в каллюсной массе на эксплантатах из зон ксилемы и флоэмы, отличаются общим первичным строением и триархной структурой осевого цилиндра, характерными для корней проростков (2-месячного возраста) этого растения (табл. I, *6*). Интересно отметить, что у этих новообразованных корней, так же как и у проростков, в осевом цилиндре формируются первичные секреторные каналы перициклического происхождения (Слепян, 1968). Наличие секреторных каналов — типичная черта для видов сем. Аралиевых.

В то же время в каллюсной пересадочной культуре, полученной от эксплантатов из зон флоэмы корня женьшеня, секреторных каналов обнаружено не было, несмотря на активную первичную пролиферацию эпителиальных клеток самих секреторных каналов.

Несколько другой тип органогенеза наблюдался в культуре тканей женьшеня (клон 28 IV 1965), в которой на 3-м пассаже из тканей, полученных из листа, листового черешка и корня, наблюдалось спонтанное формирование культурами, помимо всасывающих корней — «мочек», также стеблевых образований — почек (табл. II, *1*) и зародышеобразных структур, состоящих из семядолей, почечки и корешка (табл. II, *2*, *3*).

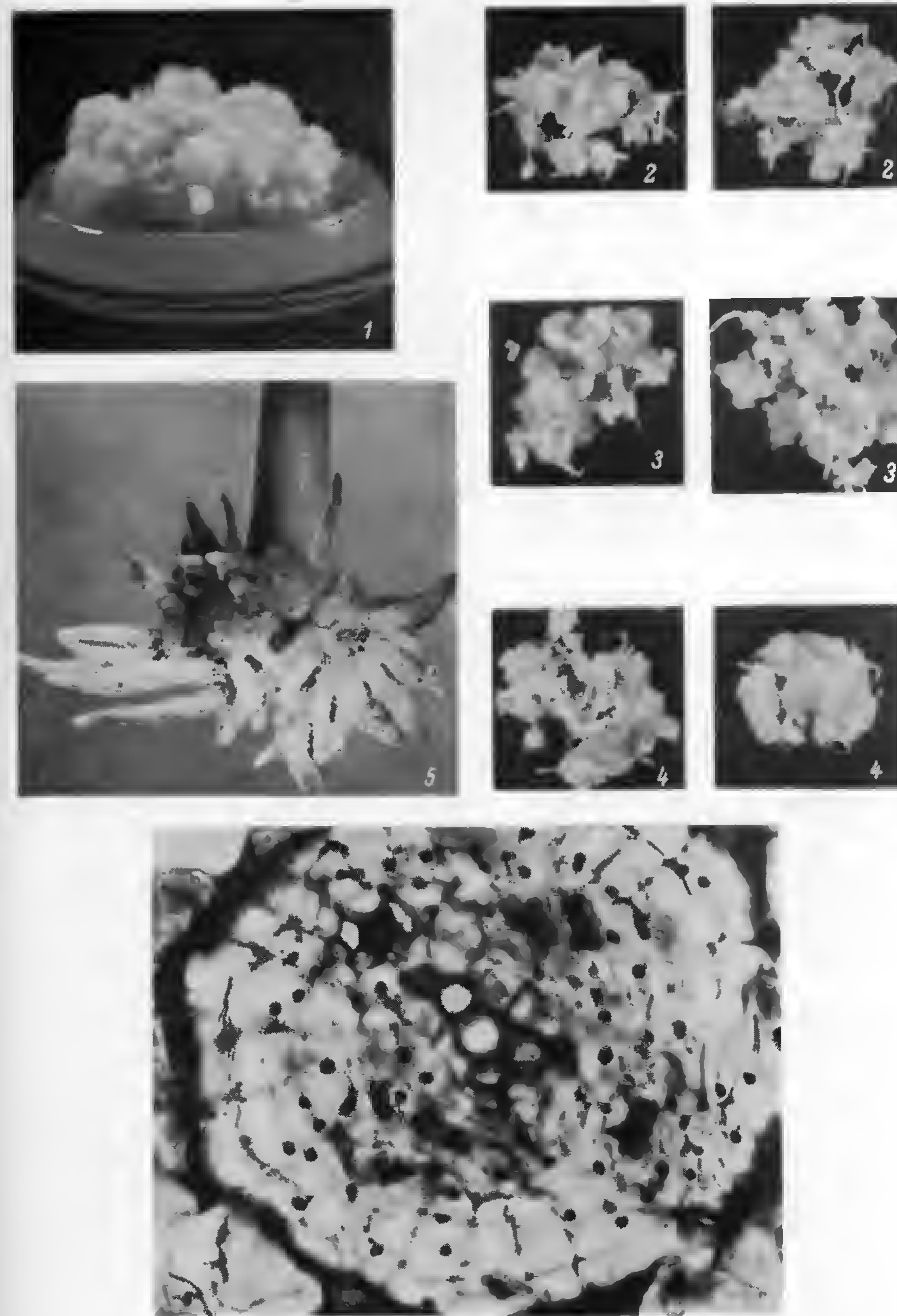


Таблица I

1 — культура ткани корня женьшеня настоящего; клон получен Р. Г. Бутенко в 1959; *2* — корнеобразование в культуре тканей женьшеня; клон получен Л. П. Слепян и Р. Г. Бутенко в 1965 г.; каллюсная ткань, полученная на эксплантатах, выделенных из зоны ксилемы корня; *3* — каллюсная ткань той же культуры, полученная от эксплантатов из зоны флоэмы корня женьшеня; *4* — каллюсная ткань, полученная от эксплантатов из зоны ксилемного и флоэмного прироста корня женьшеня; *5* — листовой черешок *P. japonicus* со щеткой образовавшихся корней при укоренении листовых черенков в парничках; *6* — поперечный срез через корешок, возникший в каллюсной массе от эксплантатов ксилемного происхождения.

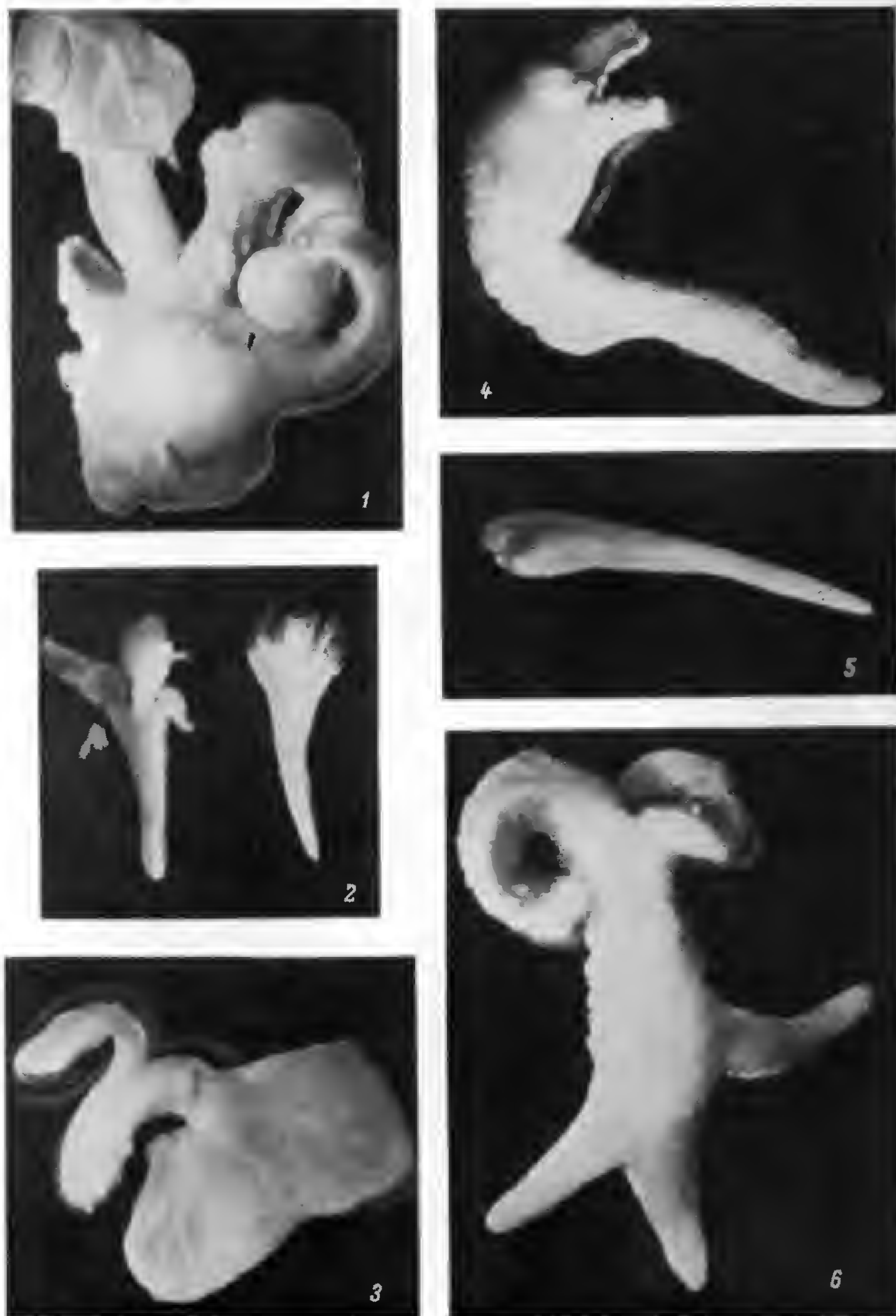


Таблица II

Эмбриоиды, возникшие на пролифератах в пассированной культуре тканей корня женьшеня.

1 — стеблеподобные культуры; *2* — культуры с преобладающим развитием зародышевого корня; *3* — структура с преобладающим развитием семядолей; *4* — морфологически более развитый эмбриоид с изогнутым «телом»; *5* — эмбриоид с утолщенным корнем конической формы; *6* — эмбриоид с утолщенным разветвляющимся корнем.

Соматический эмбриогенез в культуре тканей женьшеня настоящего представляет значительный интерес, так как в обширной литературе по морфогенезу в культуре ткани растений описаны многочисленные случаи образования корней и почек (Gautheret, 1959; Бутенко, 1964), но образования зародышевых структур описаны только для тканей корней корнеплода моркови (Steward, 1958; Reinert, 1958; Бутенко, 1962, 1964), петрушки (Reinert, 1962) и раувольфии. Для тканей других представителей р. *Panax* свойственно образование только органов, но не эмбрионов. При выставлении пробирок с такими структурами на свет семядоли зеленели и увеличивались.

Следует подчеркнуть, что при подземном характере прорастания семян женьшеня семядоли, выполняющие гаусториальную функцию, нормально никогда не покидают семени, однако в опыте по их искусственному освобождению из семени у проростков и экспонированию их на свет семядоли также приобретали несвойственную им зеленую окраску (Грушвицкий, 1961).

Опыты показали, что большей склонностью к соматическому эмбриогенезу обладали культуры ткани листового происхождения, затем ткани из листового черешка и, наконец, культуры, выросшие из тканей корня.

Было интересно попытаться получить из зародышеобразных структур и почек возобновления, развивающихся в культуре тканей, целые растения женьшеня. С этой целью зародышеобразные структуры и почки высаживались на простую сахарозо-минеральную среду Мурасиге—Скуга, из которой были исключены биологически активные вещества, так как они могли вызвать аномалии в морфогенезе проростков.

Зародышеобразные структуры и почки, образовавшиеся в культуре 3-го пассажа (к 1 XII 1965), 6 февраля 1966 г. были изолированы из каллюсной ткани, перенесены на простую питательную среду и поставлены под свет белых люминесцентных ламп в камеру с температурой 26°. Наблюдения за пересаженными структурами в этих условиях проводили в течение четырех с лишним месяцев, до 17 июня 1966 г. К этому времени, как правило, наблюдалось значительное утолщение корешков зародыша. В ряде случаев из них формировались характерные для женьшеня в ювенильном состоянии миниатюрные веретенообразные корни или ветвистые корни трехпалой формы.

При значительном сходстве во внешнем строении с корнями ювенильных растений женьшеня эти новообразованные корни за весь четырехмесячный период наблюдений не образовывали всасывающих корешков, почка оставалась в покоящемся состоянии и только семядоли приобрели более темную (темно-зеленую) окраску. Аналогичное покоящееся состояние (если исключить утолщение корешка, зеленение и слабую фотосинтезирующую активность семядолей) характерно для так называемых спящих корней женьшеня (Грушвицкий, 1961). За четырехмесячный период покоя летом при отсутствии внешних проявлений развития (отсутствие надземного побега) формируется покоящаяся почка, в которой в порядке внутрипочечного роста развивается совершенно дифференцированный зачаток побега следующего года. Для пробуждения почки и отрастания надземного побега строго необходим последующий период воздействия пониженной температуры (2—4°) в течение четырех месяцев, соответствующий зиме.

Учитывая эту биологическую особенность женьшеня, часть проростков с зародышеобразными структурами 17 июня 1966 г. была перенесена в камеру с температурой 2° и освещением люминесцентными лампами, другая часть — в темную камеру с теми же температурными условиями, наконец, третья часть — в темную камеру с температурой 26°.

В течение 10 последующих месяцев все зародышеобразные структуры оставались в покоящемся состоянии, получить хороший рост корня и пробуждение почки нам не удалось. Не удалось также добиться укоренения стеблевых образований.

Морфологическая характеристика зародышеобразных структур (эмбриоидов) женьшеня

Через 14 месяцев после изолирования вышеуказанных зародышеобразных структур из тканей и через 10 месяцев после их переноса в различные температурные и световые условия опыт был завершен в связи с тенденцией структур к отмиранию. При анализе эмбриоидов выявилась принадлежность их к двум категориям: морфологически более развитым, с одной стороны, и менее выросшим и дифференцированным — с другой. Формирование последних на пролифератах происходило в более поздние сроки. Ниже приводится краткая морфологическая характеристика эмбриоидов этих двух категорий.

На более раннем этапе формирования зародыш имеет следующую структуру (табл. II, *2*): неразветвленный, прямой, цилиндрический корень 4.0 мм дл. и 1.5 мм шир., с гладкой поверхностью, почти бесцветный, с просвечивающим по всей его длине более темным осевым цилиндром. По длине корня выражены зона роста — 1.5 мм дл. и зона корневых волосков — 2.0 мм. Корневые волоски до 0.3 мм дл., очень тоненькие и прозрачные, густо расположены по всей зоне. В верхней части эмбриоида — 2 семядоли, между которыми расположена почка возобновления до 2.5 мм дл. и 1.3 мм шир. Семядоли на черешках до 1.3 мм дл. и имеют до 1.3 мм шир. у основания (концы пластинок повреждены). В основном ту же структуру имели и остальные эмбриоиды этого возраста, иногда лишь в них наблюдалось образование трех семядолей.

Заслуживает отдельной характеристики эмбриоид с преобладающим развитием семядольных структур (табл. II, *3*). Корень у него короткий — 0.2 мм, в диаметре он до 1.0 мм, неветвистый, цилиндрической формы, с гладкой поверхностью желтоватого цвета, без всасывающих корней или корневых волосков. Семядоли тонкие, развиты неравномерно: крупная — 3.3. мм дл. и 5.3 мм шир., на коротком черешке — 0.8 мм дл., имеет двухлопастную веерообразную форму с расходящимися от ее основания двумя жилками и перистым расположением жилок второго порядка. Можно предположить срастание этой семядоли из двух. Вторая семядоля, недоразвитая, имеет 2.6 мм дл. и 2.1 мм шир., она обратнояйцевидной формы и расположена на черешке до 0.7 мм дл. Заметных почек на этом эмбриоиде не было обнаружено.

Из эмбриоидов, морфологически более развитых, приводим характеристику трех наиболее типичных.

Первый эмбриоид (табл. II, *4*) имел утолщенный корень веретенообразной формы с изогнутым «телом» (базальная часть корня) до 6.0 мм дл. и 3.0 мм шир. и неветвящимся отростком до 5.7 мм дл. и 1.4 мм максимальной ширины. Поверхность его гладкая (без кольцевых морщин), светло-коричневая, всасывающих корней нет. В верхней части его сгруппированы остатки (основания) листовых структур. Общая форма этого эмбриоида в миниатюре повторяет таковую, типичную для молодых корней («женские» корни).

Второй эмбриоид (табл. II, *5*) имел утолщенный прямой корень конической формы с максимальным расширением до 1.3 мм в базальной части, граница между его «телом» и остальным корнем не выражена. Длина корня 10.0 мм, поверхность его гладкая, светло-коричневая. Всасывающие корни отсутствуют. Эта форма корня типична для молодых однолетних растений женьшеня. В верхней части его заметны остатки листоподобных структур и среди них небольшая «покоящаяся» почка размером 0.9×0.5 мм.

Третий эмбриоид (табл. II, *6*) имел утолщенный корень с тремя отростками в нижней части, что придает ему вид «мужского» корня женьшеня. Длина «тела» его 4.4 мм и максимальная толщина 2.1 мм. Два отростка, отходящие от нижней части, одинаковой длины — по 2.7 мм, а третий, отходящий в средней части корня, — 3.7 мм и имеет характерный для такого положения изгиб кверху. Вся поверхность корня гладкая, цвет такой же, как и у двух предыдущих. Всасывающие корешки отсутствовали. В верхней части корня расположены 3 мясистые семядоли, что обычно не характерно для женьшеня. Они дугообразно загнуты, доходя верхушками почти до поверхности корня. Из них две супротивные гипертрофированы и имеют до 4.1 мм максимальной ширины и более 6.0 мм дл., с двумя вдавленными на их поверхности жилками. Третья — недоразвитая, она имеет всего 1.6 мм шир. и около 3.0 мм дл. Толщина утолщенных семядолей 1.4 мм.

Подводя итоги проведенным исследованиям, следует отметить, что ткани листа, листового черешка, цветоноса и корня различных представителей р. *Panax* способны к органогенезу и соматическому эмбриогенезу в культуре in vitro. Новообразованные каллюсные ткани хорошо растут в пересадочной культуре, сохраняя способность к спонтанному органогенезу в течение первых 12—18 месяцев. По мере дальнейших пересадок способность тканей к спонтанным дифференцировкам уменьшается. Наиболее часто в культуре тканей женьшеня при использовании питательной среды вышеуказанного состава наблюдалось образование почек. Все попытки добиться регенерации целых растений женьшеня пробуждением почек возобновления и стимуляцией роста зародышеобразных структур были неудачными. Наблюдалось только утолщение и изменение формы зародышевого корешка, который становился миниатюрной копией запасающего мясистого корня женьшеня. Вывести из состояния покоя почки возобновления не удалось.

ЛИТЕРАТУРА

Бутенко Р. Г. (1962). Культура изолированных тканей и органов растений. — Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Бутенко Р. Г. и З. М. Яковлева. (1962). Контролируемый органогенез и регенерация целого растения в культуре недифференцированной ткани. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2 : 230—234. — Грушвицкий И. В. (1961). Женьшень. Вопросы биологии. — Грушвицкий И. В. (1963). О некоторых особенностях жизнедеятельности и приспособлениях древних форм травянистых растений. Пробл. филогении раст. Тр. Моск. общ. испытателей природы, сер. биолог., XIII : 34—42. — Грушвицкий И. В., Л. И. Слепян, Т. Н. Алешина и Т. А. Кириленко. (1968). Способность к укоренению листовых черешков некоторых представителей сем. Аралиевых *Araliaceae*. Тр. Лен. хим.-фарм. инст., 5. — Слепян Л. И. (1968). Морфология прорастания и строения зародыша на фазе набухшего и проклюнувшегося семени женьшеня. Растит. ресурсы, III. — Gautheret R. J. (1959). La culture des tissues végétaux. — Reinert J. (1958). Morphogenese und ihre Kontrolle an Cewebekulturen aus Carrotten. Naturwissenschaften, 45, 5 : 344—345. — Reinert J. (1962). Morphogenesis in plant tissue cultures. Endeavour, 21 : 85—90. — Steward F. C. (1958). Growth and organized development of cultured cells. Am. Journ., 45 : 709—713.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева АН СССР,
Москва
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

(Получено 1 XII 1967).

SUMMARY

The tissues of leaf, petiole, anthophore and root of ginseng and three other species of *Panax* were cultured in vitro. On a modified Murasige and Skug medium they exhibited a high capacity of callus formation, and besides, a tendency to spontaneous organogenesis and somatic embryogenesis during the first 12—18 months. The most frequent in the tissue cultures of the species studied was the formation of roots. In these newly-formed roots initiating in the callus tissue in the course of organogenesis the axial cylinder was triarch and they contained secretory ducts of pericyclic origin. With further successive transfer the capacity of the cultured tissues for spontaneous differentiation decreased and finally faded away entirely.

All the attempts to achieve the regeneration of whole ginseng plants from the isolated embryo-like structures failed. It is shown by the morphological characterization of the most typical embryo-like structures, given in this paper, that after the exposure to various conditions of illumination and temperature they become miniature copies of ginseng roots. Under the conditions described all the attempts to interrupt the dormancy of the innovation bud failed.

УДК 582.44(47+57) : 561

М. П. Долуденко, Г. В. Делле и Ц. И. Сванидзе

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ В СССР ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PARACYCAS* HARRIS

(С 6 таблицами рисунков)

M. P. DOLUDENKO, G. V. DELLE AND TZ. I. SVANIDZE. THE FIRST FINDS OF THE REPRESENTATIVES OF THE GENUS *PARACYCAS* HARRIS IN THE U. S. S. R.

Род *Paracycas* был установлен Харрисом (Harris, 1964) для отпечатков листьев мезозойских растений, морфологически неотличимых от *Cycadites* Sternb. (Sternberg, 1825), т. е. при соответствующем облике имеющих в сегменте единственную среднюю жилку и вместе с тем характеризующихся строением эпидермы цикадового типа, во многом сходным с современным *Cycas revoluta* L. (табл. I, *7—9*), а именно: прямыми стенками клеток, слагающих эпидерму, и присутствием двух устьичных полос, расположенных по обе стороны от центральной жилки. Напомним, что в свое время из р. *Cycadites* был также выделен р. *Pseudocycas* Nath. (Nathorst, 1907), для которого характерно наличие в сегменте двух жилок, разделенных срединным желобком с располагающимися в нем устьицами, и строение эпидермы беннеттитового типа. Таким образом, только микроскопическое изучение позволило установить, что виды, прежде связываемые с одним *Cycadites*, в действительности принадлежат двум естественным родам, входящим в объем различных порядков, — *Cycadales* и *Bennettitales*. На этом основании название *Cycadites* пока, по-видимому, должно использоваться в том же смысле, который вкладывал в него Холден (Holden, 1914), предлагавший временно сохранить его для таких видов, строение эпидермы которых остается еще невыясненным и которые в свою очередь не могут быть привязаны к одному из родов естественной системы растений вследствие почти полного совпадения своих внешних морфологических признаков. Понятно, что на современном этапе в объем формального р. *Cycadites* могут попадать не только представители внешне тождественного *Paracycas*, но и некоторые *Pseudocycas*, у которых из-за плохой сохранности материала жилки на сегментах почти или совершенно не видны, а срединный желобок легко может быть принят за среднюю жилку.

Из литературы хорошо известен совершенно аналогичный пример с р. *Taeniopteris* Brongn. (Brongniart, 1832), из которого при более детальном изучении впоследствии были выделены р. *Nilssoniopteris* Nath (Nathorst, 1909) с беннеттитовым типом строения эпидермы и р. *Doratophyllum* Harris (Harris, 1932), имеющий эпидерму цикадового типа, тогда как *Taeniopteris* и по сей день служит для обозначения морфологически сходных лентовидных листьев, которые по тем или иным обстоятельствам не могут быть изучены микроскопически.

На территории Советского Союза (юрские отложения Грузии) представители р. *Paracycas* были обнаружены почти одновременно: Г. В. Делле — в байосе и бате Ткварчельского угленосного бассейна, М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе — в бате Ткибульского угленосного бассейна и в келловее бассейна р. Риони (окрестности с. Цеси). Первопа-

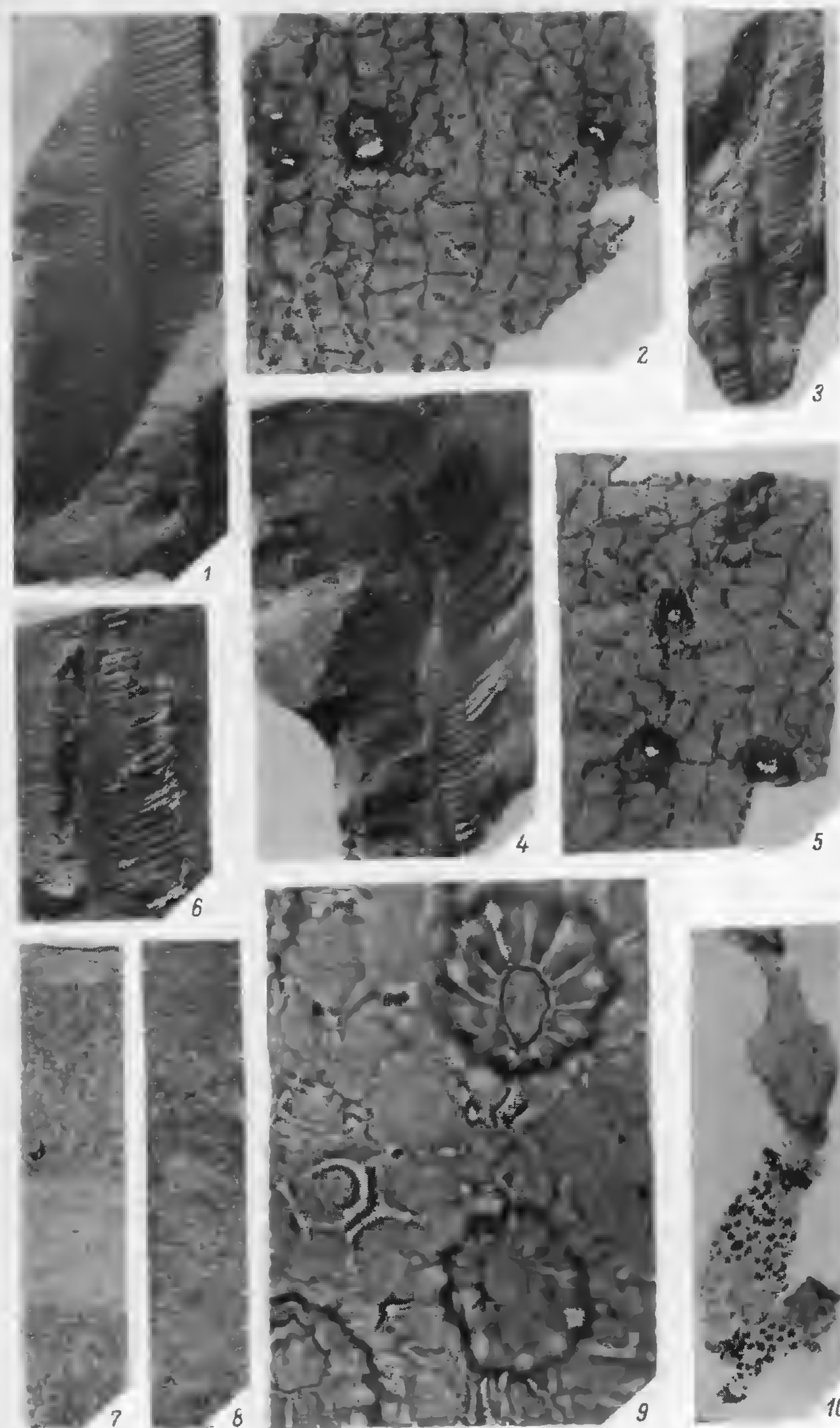


Таблица I

Paracycas brevipinnata Delle: *1* — средняя часть листа хорошей сохранности, отчетливо виден характер прикрепления и расположения сегментов, голотип (обр. 85, натур. вел.), Ткварчели; *2* — участок эпидермы нижней поверхности листа, видны 2 устьица и основание волоска (обр. 85, увел. 240), Ткварчели; *3* — приосновная часть листа (обр. 160, натур. вел.), Ткварчели; *4* — фрагмент немного поврежденного листа, видна полная длина сегмента и форма их верхушки (обр. 280, натур. вел.), Ткварчели; *5* — участок эпидермы нижней поверхности листа с четырьмя устьицами (обр. 85, увел. 240), Ткварчели; *6* — отпечаток фрагмента листа с серповидными сегментами и узким стержнем (обр. 174, натур. вел.), р. Барула; *10* — участок верхнего и нижнего эпидермиса (обр. 39, увел. 20), р. Барула. *Cycas revoluta* L.: *7* — участок нижнего эпидермиса листа с двумя устьичными полосами по обе стороны от центральной жилки (увел. 20); *8* — участок верхнего эпидермиса листа (увел. 20); *9* — устьица и основание волоска (увел. 400); *7—9* — материал взят из оранжереи БИНа АН СССР.

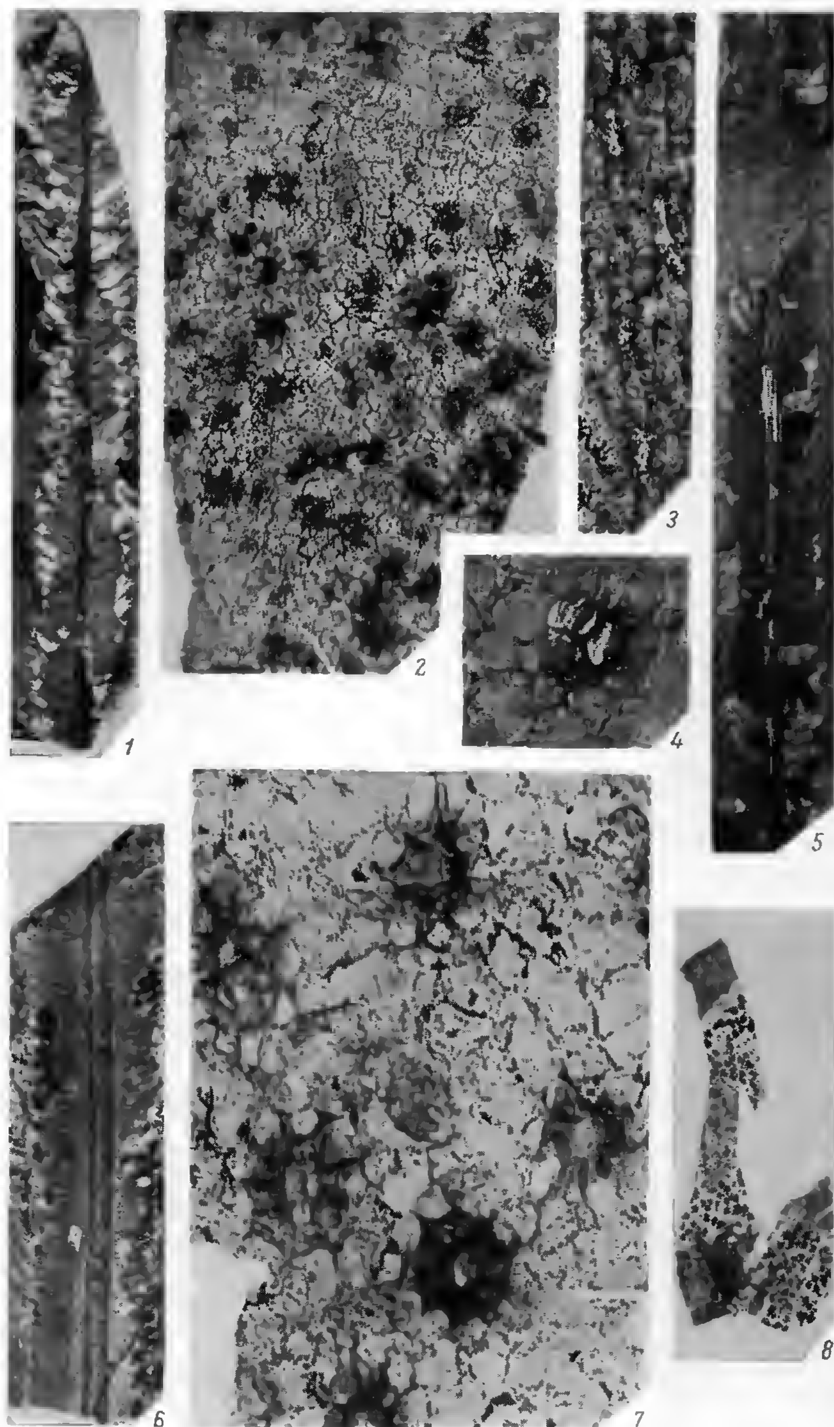


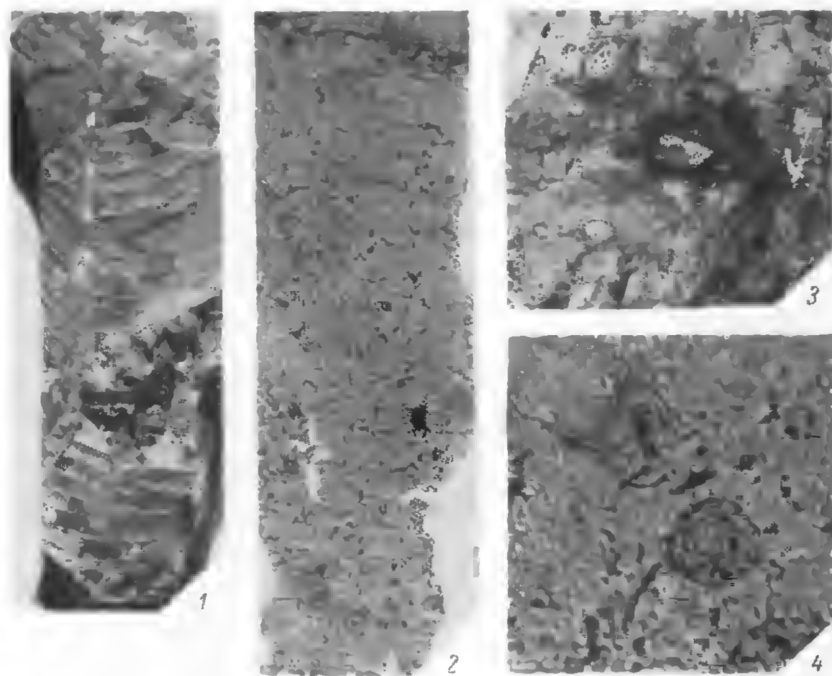
Таблица II

Paracycas brevipinnata Delle (все образцы собраны из келловейских отложений по р. Барула): *1* — отпечаток средней части листа (обр. 190, натур. вел.); *2* — участок нижней поверхности листа (обр. 190, увел. 100); *3* — участок верхней поверхности листа (обр. 184, увел. 100); *4* — устьице (обр. 174, увел. 400); *5* — отпечаток средней части листа (обр. 39, натур. вел.); *6* — отпечаток средней части листа с широким стержнем (обр. 408, натур. вел.); *7* — устьица и основание волоска посередине (обр. 190, увел. 400); *8* — участок нижнего эпидермиса с двумя устьичными полосами (обр. 39, увел. 20).



Таблица III

Paracycas brevipinnata Delle (все образцы, изображенные на этой таблице, собраны из келловейских отложений по р. Барула): *1* — отпечаток верхней части листа (обр. 178, натур. вел.); *2* — основание листа с длинным черешком (обр. 9/32, натур. вел.); *3* — верхняя часть листа (обр. 10/15, натур. вел.); *4* — часть листа, на котором хорошо виден характер прикрепления сегментов к стержню (обр. 40, натур. вел.); *5* — лист с очень широким стержнем (обр. 184, натур. вел.); *6* — характер прикрепления сегментов к стержню (обр. 40, увел. 3); *7* — стержень с продольными полосами и сегменты с одной срединной жилкой (обр. 408, увел. 3). *Paracycas intermedia* Dolud. sp. n. (все образцы из отложений по р. Барула): *8* — участок нижней поверхности листа: *сверху* — устьичная полоса, *снизу* — центральная часть листа, безустьичная, с основаниями волосков (обр. 9/106, увел. 100); *9* — верхняя часть листа (обр. 9/97, голотип, натур. вел.); *10* — то же (увел. 2).



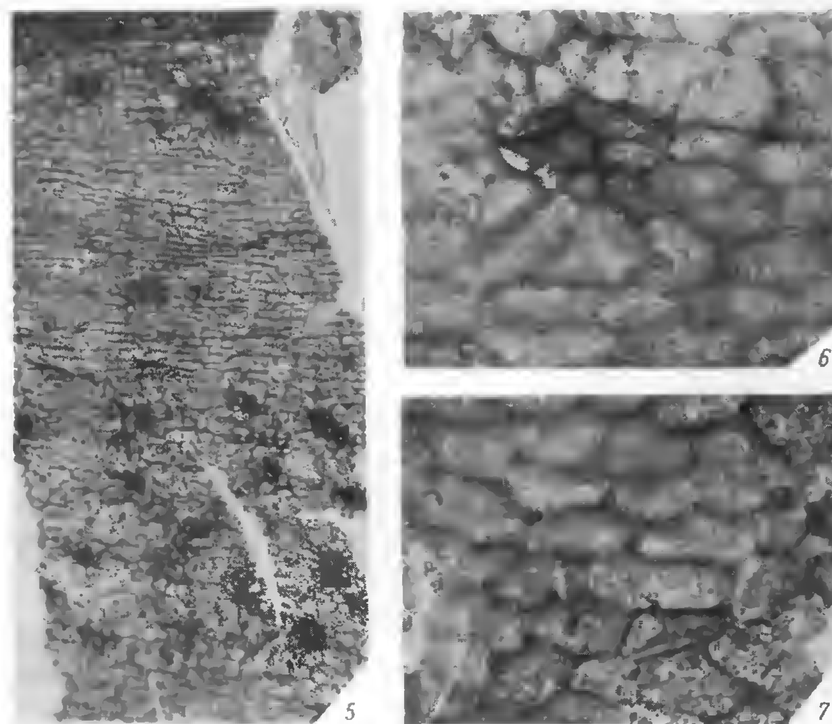


Таблица IV

Paracycas intermedia Dolud. sp. n. (все образцы этого вида собраны из келловейских отложений по р. Барула): *1* — отпечаток листа (обр. 9/106, натур. вел.); *2* — участок нижнего эпидермиса с основаниями волосков (обр. 9/97, увел. 100); *3* — устьице (обр. 9/106, увел. 400); *4* — основания двух волосков (обр. 9/97, увел. 400). *Paracycas cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. f. n. (все образцы этого вида, изображенные на таблице, собраны из батских отложений г. Ткибули): *5* — участок нижнего эпидермиса листа с двумя устьичными полосами листа и безустьичной зоной, расположенной под центральной жилкой (обр. 14/2, увел. 100); *6* — устьице (обр. 14/2, увел. 400); *7* — шиповидные выросты на уголках клеток устьичной полосы (обр. 14/1, увел. 400).



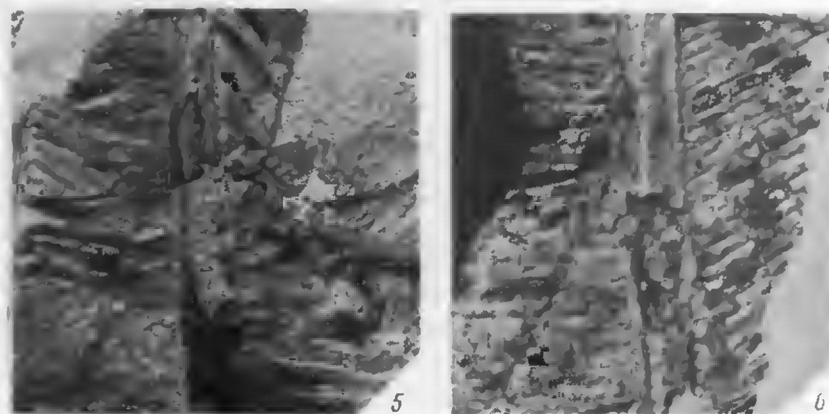


Таблица V

Paracycas cteis (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. f. n. (все образцы собраны из батских отложений г. Ткибули): *1* — участок верхней (снизу) и нижней поверхности листа (обр. 14/2, увел. 20); *2* — участок нижней поверхности листа с устьицами, основаниями волосков и с шиповидными выростами в углах клеток (обр. 14/3, увел. 100); *3* — отпечаток листа с нешироким стержнем и длинными узкими сегментами с острыми верхушками (обр. 14/3, натур. вел.); *4* — крупный лист (обр. 14/2, натур. вел.); *5* — отпечаток листа с широким стержнем (обр. 14/4, натур. вел.); *6* — лист с широким стержнем (обр. 14/5, натур. вел.).

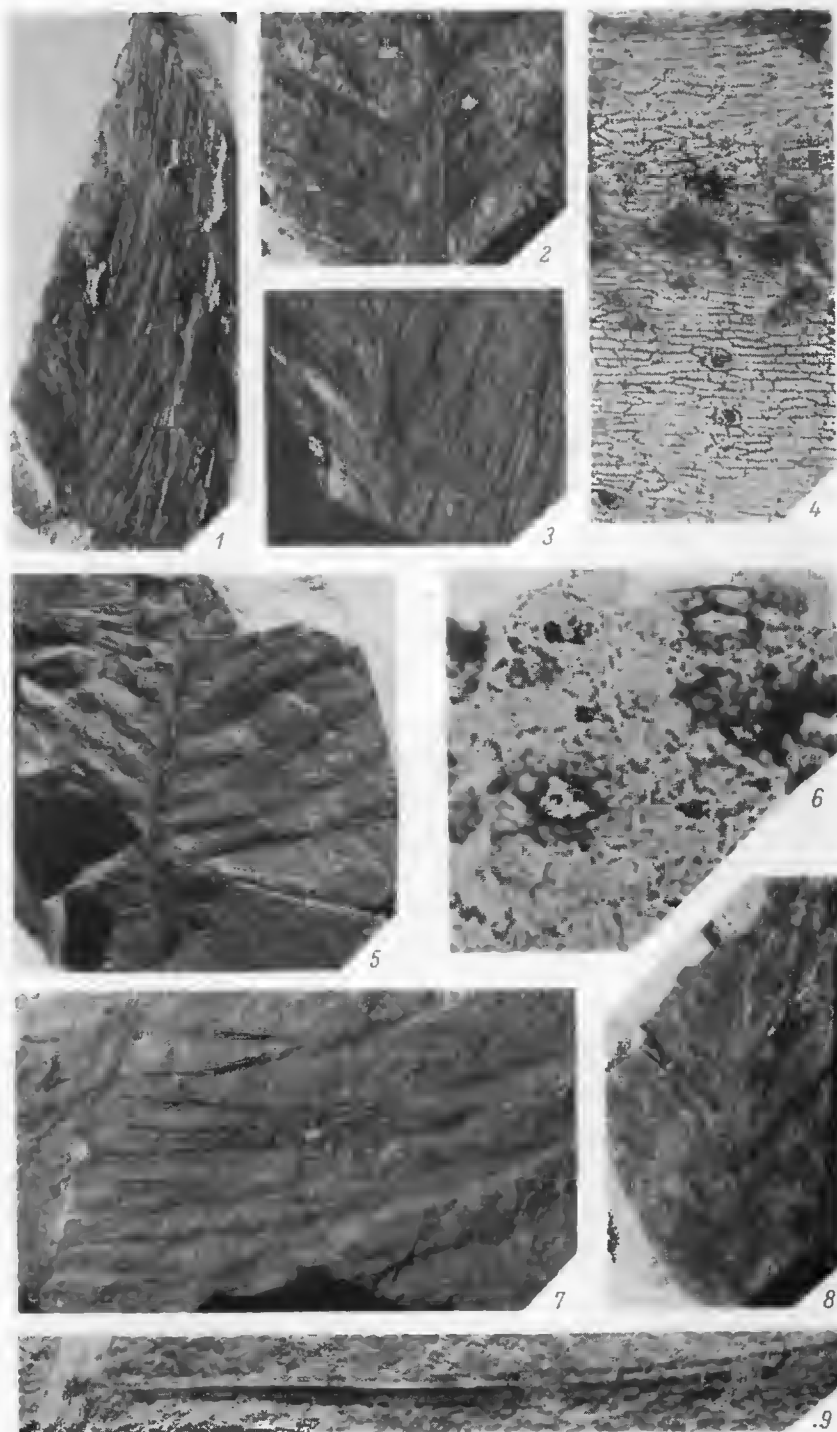


Таблица VI

Paracycas raripinnata Dolud. sp. n. (все образцы собраны из келловейских отложений но р. Барула): *1* — голотип (обр. 9/24, натур. вел.); *2* — участок листа, где виден характер прикрепления сегментов к стержню (обр. 9/25, увел. 2); *3* — низбегающие основания сегментов (обр. 9/24, увел. 2); *4* — участок нижней поверхности листа, видны устьица и основания волосков (обр. 65, увел. 100); *5* — отпечаток листа, сверху справа один сегмент дихотомирует (обр. 217, натур. вел.); *6* — устьица (обр. 9/24, увел. 400); *7* — лист с длинными сегментами и выпуклой средней жилкой (обр. 65, натур. вел.); *8* — фрагмент листа (обр. 9/25; натур. вел.); *9* — сегмент с четко выраженной выпуклой жилкой (обр. 65, увел. 3).

чально отпечатки *Paracycas* из Ткварчели были определены Делле как *Cycadites brevipinnatus* Delle (Делле, 1960; Делле — в «Основах палеонтологии», т. XV, 1963), однако после того как у этих листьев удалось изучить строение эпидермы, стало очевидно, что они принадлежат *Paracycas*, (Делле, 1964, 1967). Огромное количество образцов *Paracycas brevipinnata* Delle было обнаружено М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе в келловее окрестностей с. Цеси. Это позволило более детально изучить строение эпидермы, отметить широкий внешний полиморфизм листьев этого вида и, в результате, составить его более полный диагноз. В тех же келловейских отложениях, кроме того, были найдены еще 2 новых вида *Paracycas*: *P. raripinnata* Dolud. и *P. intermedia* Dolud., а в бате Ткибули собраны отпечатки, определяемые как *P. cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. f. n.

Так как р. *Paracycas* был установлен совсем недавно и его родовой состав был ограничен единственным видом, считаем целесообразным привести диагноз этого рода из работы Харриса (1964) с учетом отдельных деталей, выявленных при изучении новых описанных ниже видов.

Род *Paracycas* Harris, 1964

Диагноз рода (дополненный). Листья простоперистые, равномерно сегментированные. Сегменты прикрепляются всем основанием к боковым сторонам ближе к верхней поверхности стержня. Сегменты линейные, цельные, плоские, с единственной утолщенной средней жилкой; других жилок нет. Кутикула относительно тонкая. Все клетки эпидермы с прямыми стенками. Листья гипостоматические. Устьица расположены двумя широкими неразделенными полосами по обе стороны от средней жилки; в полосах устьица рассеяны и различно ориентированы. Устьица гаплохейльные, погруженные, с кольцом из почти одинаковых побочных клеток, более кутинизированных со стороны, обращенной к устьичной щели.

Тип рода — *Cycadites cteis* Harris (Harris, 1952). В настоящее время отпечатки листьев *Paracycas* известны: из байоса Англии (Йоркшир) — *P. cteis* и Грузии (Ткварчели) — *P. brevipinnata*; из бата Грузии (Ткварчели, Ткибули) — *P. brevipinnata*, *P. cteis* f. *spinulata*; из келловея Грузии — *P. brevipinnata*, *P. intermedia*, *P. raripinnata*.

Таким образом, все пока известные находки рода *Paracycas* приурочены к Европейской провинции Индо-Европейской палеофлористической области.

Paracycas brevipinnata Delle

(Табл. I, *1—6*, *10*; табл. II, *1—8*; табл. III, *1—7*)

1964. Делле. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье), стр. 9 (только название).
1967. Делле. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье), стр. 98, табл. XXI, фиг. 7—11 (см. перечень образцов, относимых к этому виду).

Диагноз вида (дополненный). Листья некрупные, густо и равномерно сегментированные, в очертании продолговато-линейные, несколько суживающиеся к верхушке и основанию, черешковые. Полная длина неизвестна, но не менее 100—150 мм, ширина 10—(20)—35 мм. Стержень прямой, массивный, с поверхности четко продольноструйчатый, шириной до 6 мм. Сегменты узколинейные, короткие 6—(9)—13 мм, иногда до 17 мм дл. и 0.5—(1.5)—2 мм шир., у верхушки слегка серповидно изогнутые, тупые или приостренные; они либо соприкасаются краями, либо черепитчато налегают друг на друга и располагаются не совсем в одной плоскости со стержнем, так как вблизи основания немного перекручены, отчего и выглядят в этих местах несколько суженными. В середине листа сегменты имеют почти перпендикулярное направление по отношению к стержню, в базальной и апикальной частях угол их наклона уменьшается.

Строение эпидермы верхней и нижней поверхности листа различно. Эпидерма верхней поверхности состоит из тонкостенных узких удлиненных клеток. Волоски и их основания отсутствуют. Клетки нижней поверхности листа вне устьичных полос — длинные, узкие, веретеновидные, в устьичных полосах более короткие и широкие, многоугольные, изодиаметрические, по-видимому, слегка выпуклые. Устьица с кольцом из 6—9 побочных клеток, стенки которых со стороны, обращенной к устьичной щели, кутинизированы сильнее остальных и нависают над замыкающими, образуя подобие папилл. Апертура имеет узкоовальные очертания. На ширину каждой устьичной полосы приходится 7—10 устьиц. На всей нижней поверхности встречается большое количество оснований волосков, которые обычно занимают 2—4 клетки и имеют почти округлую форму.

Эпидерма стержня состоит из рядов однообразных вытянутых в длину клеток, среди которых встречаются довольно многочисленные ориентированные вдоль стержня устьица и продолговатоовальные основания волосков.

Описание материала. В Ткварчельском бассейне листья этого вида были собраны в двух точках района: в отложениях продуктивного горизонта угленосной свиты (бат), где они переполняли породу, и в самых верхних слоях верхнего горизонта порфиритовой свиты (байос), откуда в свое время (Делле, 1967) был получен образец, принятый за голотип (табл. I, *1*). Наиболее обильный (более 50 образцов) и лучший по сохранности материал был выделен из келловейских отложений окрестностей с. Цеси. Его изучение позволило получить почти исчерпывающее представление о возможном полиморфизме большинства признаков *P. brevipinnata*, что отчетливо иллюстрируется таблицей в тексте. К сожалению, ни одного листа с полностью сохранившейся верхушкой найти не удалось, однако так как среди образцов оказались отпечатки приверхушечных частей (табл. III, *1*, *3*) было сделано заключение, что листья *P. brevipinnata* к верхушке постепенно суживались. Чрезвычайно интересным оказался и отпечаток (табл. III, *2*), принадлежащий самому основанию листа, на котором виден длинный (125 мм) и толстый (около 5 мм) черешок. Все прочие признаки этого вида отражены в диагнозе. К числу наиболее характерных внешних особенностей, облегчающих его распознавание, относятся: сочетание весьма ограниченных по длине сегментов (отсюда данное ему видовое название) с широким и массивным (при сравнительно мелких общих размерах листа) стержнем и своеобразный характер сегментации. Из-за того, что сегменты, прикрепляясь сбоку ближе к верхней поверхности стержня, располагались не совсем в одной с ним плоскости, а были немного повернуты почти от самого основания или соприкасались краями, или черепитчато налегали друг на друга, они на отпечатках выглядят несколько суженными в своей базальной части (на месте поворота). Кроме того, поскольку остается видимой не вся ширина сегментов, то проходящая по центру жилка кажется несколько смещенной к их (видимому, а не истинному) нижнему краю.

Сравнение. От типа рода — *Paracycas cteis* (Harris) Harris, — *P. brevipinnata* отличается в целом намного меньшими размерами, значительно более короткими, загнутыми у верхушки и перекрученными вблизи основания сегментами, а также очень тесным, большей частью черепитчатым их расположением. Отличия от нижеописываемых *P. intermedia* Dolud., *P. raripinnata* Dolud. и *P. cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. см. в разделах «сравнение» соответствующих видов, а также на таблице в тексте.

В составе ткварчельской флоры этот тип листьев первоначально был отмечен В. Д. Принадой (1933), отождествившим их с *Cycadites saladinii* Zeill. — видом, установленным из значительно более древних — позднетриасовых отложений регионально удаленной флоры Северного Вьетнама (Тонкин) (Zeiller, 1903). Сравнение отпечатков из новых сборов с отдельными образцами, изученными Принадой (1933, табл. III, фиг. 11), показало их полное сходство и по внешним признакам, и по строению эпидермы. Что же касается экземпляров, представленных на табл. II, фиг. 4, 5 той же работы Принады, то они имеют значительно более узкие стержни при сравнительно длинных сегментах, т. е. признаки, не отмеченные ни на одном из вновь найденных образцов. А так как строение эпидермы у них не могло быть выяснено, их связь с вновь устанавливаемым видом поставлена под сомнение.

Местонахождение. Ткварчели: III угленосная площадь, 6-я шахта, продуктивный горизонт угленосной свиты (бат), обр. 160 А и В, 280, 311—315; III угленосная площадь, правый берег р. Гализги, верхние слои верхнего горизонта порфиритовой свиты (байос), обр. 85, 310; II угленосная площадь, правый берег р. Хели-Квара, продуктивный горизонт угленосной свиты (бат), обр. 132 (?). Верхняя Рача, р. Барула, окрестности с. Цеси (келловей), обр. 9/3, 9/32, 9/65, 9/73, 9/74, 9/121, 10/15, 10/16, 10/18, 10/19, 10/21, 10/178, 10/183, 10/186, 10/193, 10/318, 37, 39, 40, 53, 55, 77, 174, 180, 184, 190, 252, 409, 420, 421 и др.

Геологическое распространение. Среднеюрские (байос, бат) и верхнеюрские (келловей) отложения Грузии.

Paracycas intermedia Dolud. sp. n.

(Табл. III, *8—10*; табл. IV, *1—4*)

Голотип происходит из келловейских отложений по р. Барула—притока р. Риони, окрестности с. Цеси, Верхняя Рача, Грузия, обр. 9/97 (табл. III, *9*).

Диагноз вида. Листья некрупные, полная длина неизвестна, ширина 30—40 мм. Сегменты линейные или слегка серповидные, 15—25 мм дл., 1.5—2 мм шир. Единственная центральная жилка четкая, но лишь слегка выпуклая. Нижний край сегмента у основания низбегающий. Верхушки сегментов суженные и слабо закругленные. Расстояние между сегментами около 1 мм. Стержень узкий — 1—2 мм, продольноструйчатый. Верхний эпидермис состоит из тонкостенных узких и длинных клеток. Одноклеточные основания волосков встречаются довольно часто. Нижний эпидермис также образован узкими, сильно вытянутыми в длину клетками с очень тонкими стенками. Устьичные полосы, расположенные по обе стороны от центральной жилки, сравнительно неширокие. Устьица окружены кольцом из 7—9 побочных клеток, кутинизированных сильнее, чем остальные клетки эпидермиса. По всей нижней поверхности также встречаются одноклеточные основания волосков.

Описание материала. В коллекции имеются только 2 отпечатка листьев этого вида (табл. III, *9*, *10* и табл. IV, *1*). Образец, принятый за голотип, изображенный на табл. III, *9*, *10*, представляет собой фрагмент приверхушечной части листа, длина которого 50 мм, а ширина в нижней части около 40 мм. На фиг. *10* хорошо виден низбегающий нижний край сегментов. Сегменты линейные или слегка серповидные, суживающиеся кверху, с закругленными верхушками, прикрепленные к узкому стержню на расстоянии 1 мм друг от друга. Жилка одна, слабовыпуклая. Размеры листьев этого вида приведены в таблице в тексте. Из-за плохой сохранности материала не удалось получить достаточно хороших препаратов. На участке нижнего эпидермиса, изображенного на табл. III, *8*, сверху видна часть устьичной полосы, а снизу безустьичный участок, расположенный под средней жилкой. Отдельное устьице представлено на табл. IV, *3*. Участок верхнего эпидермиса приведен на табл. IV, *2*. Отдельные клетки на нем видны плохо, однако нетрудно заметить основание волосков. В увеличенном виде основания двух волосков изображены на фиг. *4* той же таблицы.

Сравнение. От *P. cteis* (Harris) Harris *P. intermedia* в целом отличается меньшими размерами листьев, имеющих более узкий стержень и менее длинные сегменты, а также более острым углом отхождения последних от стержня. Кроме того, расстояние между сегментами у *P. intermedia*

больше, чем у *P. cteis*; оно почти всегда постоянно и равно 1—2 мм. От вышеописанного *P. brevipinnata P. intermedia* отличается более длинными сегментами и более узким стержнем. Сегменты *P. brevipinnata* черепитчато налегают друг на друга или по крайней мере соприкасаются краями, в то время как у *P. intermedia* расстояние между сегментами равно 1—2 мм. Кроме того, от всех известных к настоящему времени видов *Paracycas*, *P. intermedia* отличается наличием оснований волосков на верхней поверхности листа. У других известных видов они имеются только на нижнем эпидермисе.

От *P. raripinnata*, который описывается дальше, *P. intermedia* отличается более короткими сегментами, менее выпуклой средней жилкой и меньшим расстоянием между сегментами, которое у *P. raripinnata* составляет от 2 до 5 мм.

Местонахождение. Верхняя Рача, р. Барула, окрестности с. Цеси (келловей), обр. 9/97, 9/106.

Paracycas cteis (Harris) Harris f. ***spinulata*** Dolud. f. n.

(Табл. IV, *5—7*; табл. V, *1—6*)

Голотип происходит из батских отложений Ткибульского бассейна, карьер шахты им. Ленина, обр. 14/2, (табл. V, *4*).

Диагноз формы. Морфология листьев совпадает с *P. cteis* из Йоркшира, но стержень с грубыми продольными полосками. Кутикула относительно толстая. Клетки нижнего эпидермиса по краям сегмента и под средней жилкой узкие и длинные, в устьичных полосах многоугольные, со слегка выпуклой наружной поверхностью. Большинство клеток имеет в местах сочленения стенок треугольно-шиповидные выросты. Устьичные полосы широкие; на ширину полосы приходится 4—6 устьиц. Побочные клетки сильно кутинизированы, почти полностью прикрывают сверху замыкающие клетки.

Описание материала. В коллекции имеется около 10 неполных отпечатков листьев этой формы хорошей сохранности и некоторое количество небольших обрывков листьев и отдельных сегментов худшей сохранности. На табл. V, *3—6* изображено несколько листьев этого вида. Размеры их указаны в таблице в тексте. Следует отметить, что длина фрагментов листьев, приведенных на таблице в тексте, и на фототаблице V, находится в некотором несоответствии, поскольку из-за экономии места пришлось почти все фотографии обрезать. Листья этого вида весьма однообразны по своему внешнему облику за исключением стержня, ширина которого меняется довольно значительно: от 3 мм (табл. V, *3*, *4*) до 7—8 мм (табл. V, *5—6*), тогда как форма и ширина сегментов остается постоянной.

Сравнение. Отпечатки из батских отложений Ткибули очень сходны с *P. cteis* (Harris) Harris из байоса Йоркшира по форме и размерам листа и сегментов, по характеру их прикрепления и в основных чертах по строению эпидермиса. Однако между грузинскими и английскими образцами имеются и некоторые отличия. Во-первых, стержень *P. cteis* из Англии более узкий, а главное гладкий, в то время как у наших образцов он шире и имеет четкие продольные полоски. Во-вторых, на уголках клеток нижнего эпидермиса листьев *Paracycas*, из Ткибули, особенно в устьичных полосах, имеются небольшие шиповидные выросты, которые на английских препаратах не были отмечены. Чтобы акцентировать это последнее, довольно существенное отличие, ткибульское растение выделяется в особую форму — *spinulata*. Не исключено, однако, что при дальнейших исследованиях подобные образования будут обнаружены и на английских образцах (в настоящее время во флоре Йоркшира имеется только 4 отпечатка листьев *P. cteis*, и полученные препараты небольших кусочков кутикул, по-видимому, имеют не очень хорошую сохранность). В этом случае выделение новой формы окажется излишним.

Местонахождение. Угленосная свита, бат, Ткибули, карьер шахты им. Ленина, обр. 14/1, 14/2, 14/3, 14/4, 14/5, 14/6, 14/7, 14/8, 14/9 и др.

Paracycas raripinnata Dolud. sp. n.

(Табл. VI, *1—9*)

Голотип происходит из келловейских отложений р. Барула — притока р. Риони, окрестности с. Цеси, Верхняя Рача (Грузия), обр. 9/24 (табл. VI, *1*).

Диагноз вида. Листья крупные, широкие, с редко расставленными сегментами и тонким стержнем. Ширина листа более 100—150 мм, стержня — 1—1.5 мм; расстояние между сегментами 2—5 мм. Сегменты линейные, узкие, до 1—1.5 мм шир., свыше 75 мм дл., отходящие от стержня под углом 45—75°. Нижний край сегмента у основания низбегающий. Срединная жилка четкая, сильно выдающаяся на нижней стороне в виде треугольного валика. Кутикула тонкая. Верхний эпидермис состоит из узких и длинных клеток. Волоски и кутикулярные выросты отсутствуют. Клетки нижнего эпидермиса, расположенные по краям листа и в центральной полосе под жилкой, узкие и длинные, тонкостенные, образуют не очень четкие ряды. В устьичной полосе клетки обычно более короткие и многоугольные, рядов не образуют. Устьичные полосы неширокие; на ширину их приходится 3—5 устьиц. Устьица немногочисленные, окружены кольцом из 7—9 побочных клеток, которые кутинизированы несколько больше, чем остальные клетки эпидермиса. Устьица большей частью ориентированы вдоль длины сегмента. На нижней поверхности листа довольно часто встречаются основания волосков.

Описание материала. В коллекции имеется 8 отпечатков листьев и отдельных сегментов этого вида. На табл. VI, *1*, *3* изображен отпечаток верхушечной части слегка асимметричного листа, принятый за голотип. Стержень тонкий — 1—1.5 мм. Сегменты длинные — свыше 60 мм и узкие — 1—2 мм, с сильно выдающейся центральной жилкой. Нижний край сегмента низбегающий. Сегменты левой половины листа прикрепляются к стержню под углом 45° с интервалом в 4 мм, правой половины — под углом 35—40° с интервалом в 3—4 мм. Лист, изображенный на табл. VI, *2*, *8*, в основном отличается от последнего менее острым углом прикрепления сегментов к стержню. У двух других фрагментов листьев (табл. VI, *5* и *7*) также хорошо выражены признаки этого вида — длинные узкие сегменты с выпуклой средней жилкой (табл. VI, *9*), которые отходят от стержня с интервалом в 3—5 мм. На одном из образцов (табл. VI, *5*) справа сверху виден сегмент, который делится надвое. Размеры изученных листьев приведены в таблице в тексте.

На участке нижнего эпидермиса (табл. VI, *4*) сверху виден край листа, за которым идет узкая устьичная полоса и еще ниже — безустьичная зона, расположенная под средней жилкой; видны также темные основания волосков. Два устьица представлены на фиг. *6* той же таблицы.

Сравнение. От других видов *Paracycas*, *P. raripinnata* отличается очень длинными, редко расставленными сегментами с выпуклой средней жилкой. Наиболее близким видом является *P. intermedia*, у которого, однако, расстояние между сегментами не превышает 1—2 мм, в то время как у *P. raripinnata* оно достигает 2—5 мм.

По строению эпидермиса *P. raripinnata* наиболее близок к *P. brevipinnata*, но имеет в отличие от последнего более узкие устьичные полосы и, по-видимому, относительно правильную ориентацию устьиц, чем также выделяется среди остальных известных видов этого рода.

Местонахождение. Верхняя Рача, р. Барула, окрестности с. Цеси, келловей, обр. 36, 65, 217, 9/23, 9/24, 9/25, 9/66, 9/67, 9/125; там же р. Цинцкила-Геле, обр. 7/56.

Растение	Местонахождение	Номер образца	Длина фрагмента листа (в мм)	Ширина листа (в мм)	Ширина стержня (в мм)	Длина сегмента (в мм)	Ширина сегмента (в мм)	Угол прикрепления	Симметричность листа	Расстояние между сегментами (в мм)
P. brevipinnata Delle	г. Ткварчели	85 (табл. I, *1*)	92	28	5	11—12	1.5	75—80°	с	Сегменты соприкасаются или черепитчато налегают друг на друга.
		160 (табл. I, *3*)	68	26—27	4.5	11	1.5—2	65—70°	ас	
		280 (табл. I, *4*)	87	24—35	3—4	10—16	1—1.5	75—90°	ас	
	с. Цеси	39 (табл. II, *5*)	134	14	2.5—3	7—8	1.5 (левый) 2 (правый)	40°; 80—90°	ас	
		190 (табл. II, *1*)	116	15—16	2—2.5	7—8	2	50°	с	
		178 (табл. III, *1*)	158	10—15	1—1.5	6—9	2	40—45°	с	
		174 (табл. I, *6*)	52	—	2	13—14	1.5	55°	—	
		184 (табл. III, *5*)	100	21—24	5—7	8—11	1.5—2	65—75°	ас	
		408 (табл. II, *6*)	88	19	5	6—7	1.5	60—85°	ас	
		53	144	18—20	2—3	8—11	1.5—2	45—95°	ас	
		186	80	15	1.5	7—8	1.5	55°	с	
		409	47	—	6	6—7	1.5	75—80°	—	
		184/1	50	20	7	8	1.5	85—90°	ас	
		193 (верхний)	80	4—9	1.5	1.5—4	0.5—2	40—90°	ас	
Пределы изменчивости *P. brevipinnata* Delle			47—158	4—35	1—7	1.5—16	0.5—2	40—95°	с—ас	То же.
P. intermedia Dolud.	с. Цеси	9/97 (табл. III, *9*)	42	33	1	15—23	1.5—2	40—60°	ас	1
		9/106 (табл. IV, *1*)	85	—	1.5—2	25	1.5—2	70—75°	ас	1
Пределы изменчивости *P. intermedia* Dolud.			42—85	33	1—2	15—25	1.5—2	40—75°	ас	1
P. raripinnata Dolud.	с. Цеси	9/24 (табл. VI, *1*)	>50	—	1	>55	1—2	30—45°	ас	2—3
		217 (табл. VI, *5*)	>70	—	1.5—2	>36	1—1.5	50—60°	с	3—4
		65 (табл. VI, *7*)	53	—	1.5—2	>60	1—1.5	60—65°	—	3—5
		9/25 (табл. VI, *8*)	>50	—	1.5—2	>20	1—1.5	35—50°	с	3—4
		9/66	—	—	—	>40	2	—	—	—
		9/23 + 9/67	—	—	—	>80	2—2.5	—	—	—
		9/125	20	—	1	—	1.5	40—50°	—	4
		7/56	>50	—	2	>45	1.5	75—80°	—	2—2.5
Пределы изменчивости *P. raripinnata* Dolud.			20 — >70	—	1—2	>80	1—2.5	30—80°	с—ас	2—5
P. cteis (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud.	г. Ткибули	14/2 (табл. V, *4*)	175	120	4	55—60	1—2	70—90°	с	До 0.5 или соприкасаются.
		14/2а (противоотпечаток)	190	125	4	80	1—2	70—90°	с	Соприкасаются.
		14/3 (табл. V, *3*)	80	>90	3—4	55—60	2—2.5	65—90°	с	»
		14/4 (табл. V, *5*)	100	>60	7—8	>35	2—2.5	70—110°	ас	»
		14/5 (табл. V, *6*)	110	70	8—9	>35	2	70—80°	ас	»
		14	100	—	—	60	1.5—2	—	—	—
		14/1	140	80—90	—	>55	1.5—2	45—70°	ас	Соприкасаются
		14/6	75	—	3	25	1.5—2	60—80°	—	»
Пределы изменчивости *P. cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud.			75—190	70—125	3—9	25—80	1—2.5	45—110°	с—ас	Соприкасаются или до 0.5.

В заключение еще раз отметим, что все вышеописанные виды *Paracycas* довольно отчетливо различаются между собой по внешним морфологическим признакам (см. таблицу в тексте). Что же касается эпидермальных отличий, то здесь следует указать, что тонкая и нежная кутикула листьев этого рода особенно легко разрушается при мацерации, из-за чего бывает трудно получить хорошие препараты. Вследствие этого и возникают большие трудности при попытке детального сравнения. Общие черты, характерные для всех *Paracycas*: гипостоматность листьев, расположение устьиц в двух полосах по обе стороны от центральной жилки, присутствие на нижнем эпидермисе довольно многочисленных оснований волосков, своеобразное строение устьиц, наличие узких, длинных клеток с прямыми и тонкими стенками, даже при плохой сохранности материала резко бросаются в глаза, позволяя безошибочно определять родовую принадлежность этих листьев. Из числа же видовых особенностей удалось отметить только следующие: у *P. intermedia* основания волосков располагаются не только на нижней, но и на верхней эпидерме; у *P. raripinnata* устьичные

полосы несколько уже, чем у *P. brevipinnata* и *P. cteis* f. *spinulata*, и устьица, по-видимому, ориентированы вдоль длины листа; у *P. cteis* f. *spinulata* кутикула относительно толстая, и на уголках клеток нижнего эпидермиса (особенно в устьичных полосах) имеются шиповидные кутикулярные утолщения-выросты.

Можно ожидать, что дальнейшие исследования на новых или дополнительных материалах позволят выявить еще целый ряд отличительных анатомических признаков, имеющих систематическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

Делле Г. В. (1960). Новые данные о юрской флоре Ткварчели. ДАН СССР, 133, 5. — Делле Г. В. (1964). Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). Автореферат канд. дисс. — Делле Г. В. (1967). Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). Проблемы изучения ископаемой флоры угленосных отложений СССР. Тр. БИНа, сер. VIII, Палеоботаника, 6. — Основы палеонтологии, т. 15. (1963). Голосеменные и покрытосеменные. — Принада В. Д. (1933). Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Тр. Всесоюзн. геол.-развед. объединения, 261. — Brongniart A. (1832). Histoire des végétaux fossiles, 1, 5. — Harris T. M. (1932). The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, 2. Medd. Grønland, 85, 3. — Harris T. M. (1952). Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 55—57. Ann. Mag. Nat. Hist., 5, 54. — Harris T. M. (1964). The Yorkshire Jurassic flora, II. *Caytoniales*, *Cycadales* and *Pteridospermae*. — Holden R. (1914). On the relation between *Cycadites* and *Pseudocycas*. New Phytologist, 13. — Nathorst A. G. (1907). Paläobotanische Mitteilungen, 1. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., 42, 5. — Nathorst A. G. (1909). Paläobotanische Mitteilungen, 8. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., 45, 4. — Sternberg G. K. (1825). Versuch einer Geognostischen Botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, 1, 4. — Zeiller R. (1903). Flore fossile des gîtes de Charbon du Tonkin.

Геологический институт
Академии наук СССР,
Москва,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова Академии наук СССР,
Ленинград,
Тбилисский государственный
университет.

SUMMARY

The occurrence of the representatives of *Paracycas* Harris (Harris, 1964) is recorded for the first time. Hitherto this genus was regarded as monotypical, the new finds permitted to expand its diagnosis. The new species and forms described are *P. intermedia* Dolud. sp. nov., *P. raripinnata* Dolud. sp. nov., *P. cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. f. nov., while for *P. brevipinnata* Delle a supplemented diagnosis and a more detailed description are given. In all the plants the structure of the leaf epidermis was studied and the range of variation of the main external morphological characters was determined; the traits of similarity and of difference between these plants on the one hand and between them and the generic type *Paracycas cteis* (Harris) Harris on the other hand, are pointed out. The materials were collected from the Jurassic (Bayocian, Bathonian, Callovian) deposits in several localities of Georgia (Tkvarcheli, Tkibuli, the basin of the river Rioni, the environs of the village Tzessi).

УДК 581.526.3 : 581.55(571.6)

В. В. Громов

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛАГУНЫ БУССЕ (ЮЖНЫЙ САХАЛИН)

С 2 рисунками

V. V. GROMOV. THE PLANT COMMUNITIES OF THE BOUSSET LAGOON

Введение

Настоящая работа написана на основании полевого материала, собранного в течение двух летне-осенних экспедиций в лагуну Буссе. Экспедиции были организованы Анфельциево-биологической станцией Сахалинского отделения Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (СахТИНРО) в 1963 (июль—август) и в 1964 г. (июль—октябрь). Основной задачей являлось выявление характера распределения красной водоросли анфельции *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (порядок гигартиновых, семейство филлофоровых).

Анфельция является главным богатством лагуны. Из этой водоросли получают агар-агар, который находит применение в разных областях науки и во многих отраслях хозяйства. Спрос на агар-агар растет непрерывно, а удовлетворяется еще далеко не полностью. В связи с этим возникла необходимость увеличить добычу анфельции и даже начать ее культивирование. Для получения высоких урожаев анфельции необходимо знать условия ее роста и развития. С этой целью и были организованы экспедиции для геоботанического обследования лагуны Буссе.

Лагуна Буссе расположена в южной части о. Сахалина на восточном берегу залива Анива, с которым она связана проливом Суслова. Ширина пролива около 200 м. Лагуна представляет собой водоем, похожий на эллипсовидное озеро. Площадь акватории лагуны равна 4300 га. Длина береговой линии 27 км. Берега лагуны сложены глиной и песком; исключение составляет северный берег, на поверхность выходят скалистые породы. Дно водоема состоит из ила, песка и из илистого песка. В проливе и в фарватерах встречаются участки дна, состоящие из гальки или из гальки с ракушкой. По величине занимаемой площади на первом месте стоят илистые грунты, на втором — песчаные и на последнем твердые грунты. Свойства грунтов имеют важное значение для формирования растительных сообществ. Рельеф дна лагуны довольно прост, глубины увеличиваются постепенно от берега к центру водоема. Преобладающими являются глубины, равные 4—5 м; глубины, равные 7 м, расположены в восточной и центральной частях лагуны, максимальные отмечены в проливе Суслова (12 м).

В лагуну впадает семь рек, но лишь одна из них — Аракули — оказывает существенное влияние на соленость вод лагуны, так как сток ее превышает сток всех остальных рек, вместе взятых. Средняя соленость вод лагуны равна 31‰, пониженная соленость отмечается в северо-западной части, где ее величина составляет 28.35‰ у дна. Общий уровень солености в лагуне вполне достаточен для нормального развития водорослей и в пер-

вую очередь для анфельции. Температура воды у дна в летние месяцы в среднем равна 14.2°, а у поверхности 16.5° (Лундберг и Шелегова, 1963). Температурный режим воды по существу определяет весь жизненный цикл водорослей (Зинова, 1962). Для анфельции — главного промыслового продукта лагуны — температура воды у дна еще благоприятна, так как ее рост начинает замедляться лишь при температуре 15° (Гайл, 1949). На температурный режим водоема влияют приливы и отливы. Величина сизигийных отливов равна 1 м, а квадратурных — 0.7 м. При сизигийном отливе площадь осушенной литорали составляет 850 га. Вынос анфельции отливными течениями незначителен.

Большое влияние на растительность лагуны оказывают ветры, скорость которых зимой достигает 15 м/сек. (Леонов, 1960). Действие ветров сказывается двояко: во-первых, отрывается и выбрасывается на берег огромная масса водорослей (толщина выбросов иногда доходит до 70 см); во-вторых, со дна лагуны поднимается ил, вода становится мутной, что сильно сказывается на проникновении света в толщу воды.

В процессе экспедиционных работ определялись закономерности распределения анфельции и других водорослей по дну лагуны, выяснялись экологические условия, необходимые для нормального развития водорослей, и выявились фитоценозы, наиболее благоприятные для произрастания анфельции.

Методика геоботанического обследования морской растительности

Предметом изучения геоботаники является растительность суши и водной среды. В приводимой работе по обследованию морской растительности принята терминология, применяющаяся при исследовании наземной растительности, чтобы сохранить преемственность и по возможности исключить излишний синонимизм и разнобой; вместе с тем учтены и отражены некоторые особенности морской донной растительности. Так, вместо термина «геоботанические профили», применяемого при описании наземной растительности, в настоящей работе принято название «геоботанические разрезы». Этот термин в нашем случае полнее и точнее отражает существо применяемого метода, так как при исследовании водная толща как бы рассекается и в месте рассечения производится обследование экотопов растительности и фауны. Кроме того, термин «разрез» принят у исследователей моря: океанологов, океанографов, гидробиологов, что подчеркивает единство в подходе к изучению объектов водной среды.

Геоботаническая терминология принята в этой работе в понимании В. Н. Сукачева и его школы.

Для изучения строения растительных сообществ автором настоящей статьи выделены ярусы растений по жизненным формам, аналогично тому, как это делается при изучении высших растений: I ярус — настоящие водоросли и II ярус — морские травы (цветковые). Ярус в свою очередь, в зависимости от высоты растений, разбит на подъярусы.

I ярус подразделяется на шесть подъярусов: I — растения высотой более 1.5 м; II — растения от 0.5 до 1.5 м; III — растения от 0.15 до 0.5 м; IV — растения от 0.07 до 0.15 м; V — растения от 0.5 до 7.0 см; VI — растения высотой до 0.5 см.

II ярус — морских трав — подразделяется на три подъяруса: I — растения высотой более 1.0 м; II — растения от 25 см до 1.0 м; III — растения до 25 см.

Ярусы и подъярусы расчленяют фитоценоз в вертикальной плоскости, а в горизонтальной плоскости фитоценоз разделяется на отличные друг от друга по составу и строению группировки растений, на отдельные пятна, образующие мозаику. В плане весь фитоценоз состоит из отдельных пятен — группировок, однако все они подчиняются общим закономерностям развития данного сообщества.

При описании растительности в характерном фитоценозе закладываются пробные площадки для выявления основных его признаков. Для

фитобентоса такой метод удобен лишь в литоральной зоне и в верхней сублиторали; в сублиторальной зоне со значительными глубинами применим несколько отличный метод, учитывающий специфику сублиторали. Поэтому правильнее будет рассматривать методику исследования растительности каждой из упомянутых зон отдельно.

Методика обследования растительности литоральной зоны и зоны верхней сублиторали

При отливе литоральная зона опоясывает всю лагуну. Обследование зоны литорали начиналось с ее обхода; выбирались ориентиры, намечалось направление разрезов, каждый разрез привязывался к определенным ориентирам на берегу и точно фиксировался на карте. Границы различных фитоценозов на разрезе фиксировались колышками. Затем определялась площадь выявления флористического богатства сообщества. Площадью выявления флористического богатства сообщества считают ту наименьшую площадь, на которой встречаются все или почти все (не менее 90%) виды, растущие в сообществе (Раменский, 1925; Корчагин, 1964).

Площадь выявления в лагуне Буссе определялась опытным путем — закладкой серии площадок все возрастающих размеров: 1 м², 2 м², 4 м² и т. д. На них определялся флористический состав и производился анализ. Выяснилось, что площади выявления у разных сообществ оказались неодинаковыми. Так, у сообществ литоральной зоны в проливе они равнялись 20 м², а на литорали самой лагуны — 100 м². Затем определялась площадь выявления фитоценоза, т. е. та наименьшая площадь, на которой выявляются все основные признаки сообщества: видовой состав, строение и т. д. (Раменский, 1925). Для нахождения этих площадей была выбрана ленточная форма площадок как более выгодная, потому что на таких площадках встречается большее число видов, чем на квадратных такого же размера (Корчагин, 1964). Размеры площадей выявления фитоценозов литорали составляют 20 м² (2×10), иногда 100 м² (5×20). Все самые существенные признаки фитоценоза заносились в специальный бланк полевого журнала.

Форма бланка

Номера станций по порядку	Глубина (в метрах)	Температура воды (в °C)	Водный режим	Характер грунта	Название растений сообщества	Обилие, по Друде	Проективное покрытие (в %)	Высота яруса растений (в см)	Состояние растений	Биомасса в кг/м²	Примечание
1	1.0	20	Слабый прибой	Песчано-илистый	*Zostera marina*	Cop.$_3$	95	65	Хорошее	0.9	
2	»	»	То же	То же	*Ulva*	Sp.—Sol.	10	12	»	—	

Проективное покрытие, т. е. площадь проекции надземной части растений, отмечалось в процентах (причем, вся площадь, занятая сообществом, принималась за 100%; обилие определялось по шкале Друде с уточнением по шкале Н. Ф. Комарова (1934):

Шкала Друде	Шкала Комарова
Soc. (обильно)	Более 100 особей на 1 м²
Cop.$_3$ (очень много)	10—100 » »
Cop.$_2$ (много)	До 10 » »
Cop.$_1$ (довольно много)	10—100 особей на 1 ар
Sp. (мало)	До 10 » »
Sol. (единично)	10—100 особей на 1 га
Un. (единственный экземпляр).	Единственный экземпляр.

Такой метод учета обилия не очень точен, но для маршрутных полевых геоботанических обследований он удобен и дает примерное соотношение между видами в сообществе. Получаемые при этом результаты в грубых чертах сходны с результатами, которые получаются при более точных методах количественного учета (Понятовская, 1964).

В полевом журнале отмечалась длина 20 растений и в отдельной графе — состояние растений по трехбалльной шкале: хорошее, удовлетворительное, плохое. Повсеместно фиксировался характер распределения растительности с пометками: равномерное, неравномерное, мозаичное, комплексное, диффузное и т. д. Очень важным показателем жизнедеятельности растений является их биологическая продуктивность. Она определялась для каждого вида отдельно в сыром весе с площади в 1 м². Пробы брались при помощи специальной рамки в 1 м². Растения промывались, чтобы смыть песок и прочие механические примеси, и взвешивались на пружинных весах в специальной капроновой сетке. Помимо характеристики сообщества, в полевом журнале отмечались все особенности биотопа и отмечались некоторые (крупные) представители животного мира. Наиболее характерные участки фитоценозов фотографировались. Здесь же в поле на кальке в определенном масштабе отмечалось расстояние между станциями, глубина, грунт, индексы растений; отбирались образцы растений для гербария и для лабораторных исследований, весь собранный материал снабжался этикетками на пергаменте.

Определение водорослей производилось в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР под руководством А. Д. Зиновой, которой автор статьи приносит глубокую благодарность.

Методика обследования сублиторальной зоны

При обследовании прежде всего выбирались направления разрезов и отмечались одни и те же хорошо заметные ориентиры на местности и на карте. Расстояние между станциями на разрезе в зависимости от глубины и прозрачности воды было 50—100 м (смотри схему разрезов). На станции опускался якорь, фиксирующий место, затем дночерпателем 2—4 раза в разных местах производилось взятие проб. Дночерпатель захватывал растительность, грунт, иногда в пробе попадались и животные. Взятая проба разбиралась в шлюпке, на кальке отмечались глубины, грунт и расстояние между станциями. Обработка и фиксирование материала производились так же, как и на литорали. Метод с применением дночерпателя дает лишь приблизительные сведения о фитобентосе (Петров, 1962).

Кроме сбора проб растительности, этот метод позволяет ориентировочно отметить границы растительных сообществ.

Основным методом работы в сублиторальной зоне следует считать метод геоботанического обследования, осуществляемый аквалангистами.

Разрезы обычно отстояли друг от друга не более чем на 1000 м. Подобная разметка позволяла производить геоботаническую съемку в масштабе 1 : 10 000 (данная съемка является крупномасштабной — см. Юнатов, 1964).

Закладываемые в лагуне Буссе учетные площадки были неодинаковы по размерам, так как границы их не фиксировались, но были по площади не менее 1000 м². Систематическая закладка даже таких неточных по размерам площадок дает довольно полное представление о растительности дна. При осмотре аквалангист собирал все встречающиеся виды растений в специальную капроновую сетку, замерял высоту яруса анфельции, а также отбирал крупных представителей фауны.

В сообществе анфельции важным показателем является продуктивность, которая находится в прямой зависимости от толщины слоя анфельции (высоты яруса). Нами продуктивность анфельции по рамке не измерялась, а производился только контрольный замер высоты яруса, так как в этой зоне за две недели до нашей экспедиции работала водолазная партия, специально занимавшаяся продуктивностью анфельции. Результаты этих работ были нами учтены при характеристике растительных сообществ лагуны.

За время экспедиций 1963 и 1964 гг. были заложены две сетки разрезов, на которых было установлено 272 станции (из них на 17 основных разрезах со 192 станциями работы были проведены с участием аквалангистов).

На основании проведенных исследований была составлена карта растительных сообществ лагуны Буссе методом обобщения и генерализации данных (по Кострице и др., 1958). Границы фитоценозов определялись методом экстраполяции. Поскольку состав растительных сообществ был довольно прост, насчитывая 2—3 основных вида, то характеристика гомогенитета и сходства была ясна и без математических расчетов. Растительные сообщества, сходные по составу и строению, объединялись в ассоциацию. Каждая ассоциация получала бинарное наименование.

Растительность лагуны Буссе

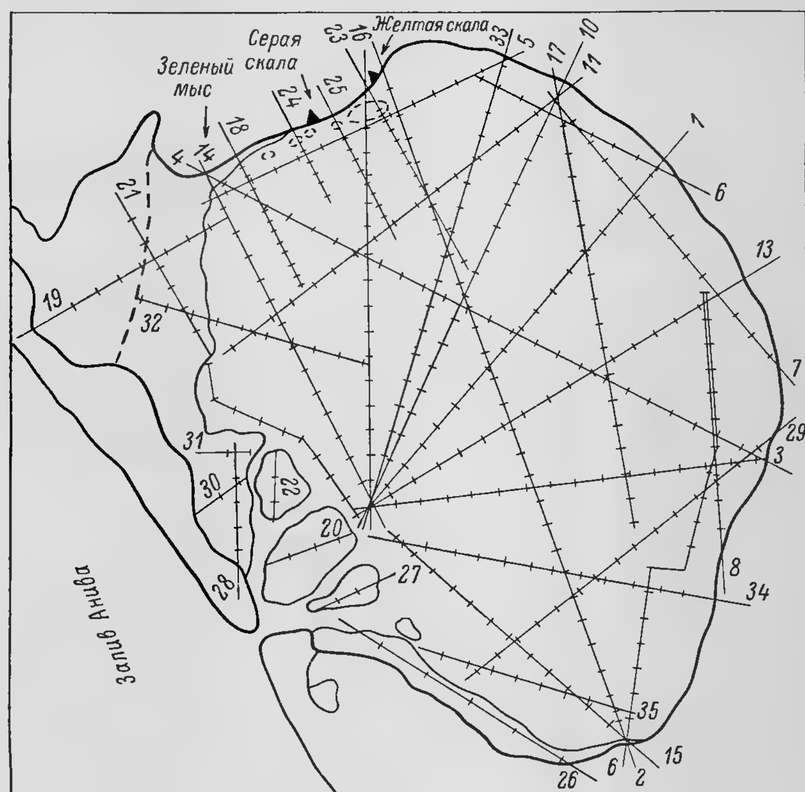
Растительные сообщества лагуны Буссе удобнее рассматривать отдельно на литорали и верхней сублиторали, затем в сублиторали и, наконец, отметить перифитон.

Растительность литоральной зоны и верхней сублиторали

В этом поясе выделено 10 основных ассоциаций: 1) Colpomenietum cladophorosum, 2) Cystoseiretum ulvosum, 3) Enteromorphetum cladophorosum, 4) Enteromorphetum rhodymeniosum, 5) Fucetum pelvetiosum, 6) Lithothamnietum amphiroosum, 7) Zosteretum marinae cladophorosum, 8) Zosteretum marinae purum, 9) Zosteretum marinae rhodomelosum, 10) Zosteretum nanae purum.

Характер растительных ассоциаций в настоящей работе рассматривается последовательно от Зеленого мыса, расположенного на северо-западе лагуны Буссе (рис. 1), вдоль по берегу против часовой стрелки. У самого Зеленого мыса на участках с глубинами 0.0—0.35 м на илисто-песчаных грунтах размещена ассоциация Zosteretum nanae purum. Она сложена морской травой *Zostera nana* Roth. (эдификатор сообщества), которая относится к III подъярусу II яруса с обилием Cop.$_3$ и проективным покрытием 80—100% (в дальнейшем обилие и проективное покрытие будут отмечаться в скобках, например Cop.$_3$, 80—100%). Высота яруса растений 15 см, распределение растений в сообществе равномерное, биомасса колеблется в пределах 250—900 г/м². Ассоциация Zosteretum nanae purum узкой полосой (50—80 м) простирается вдоль северного берега вплоть до Желтой скалы, где к взморнику примешивается *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Sol., менее 5%). Zosteretum nanae purum простирается также и вдоль западного берега полосой 1.5—2.0 км (в некоторых местах). Она начинается у Зеленого мыса и лишь немного не доходит до пролива Суслова. Северо-западный участок лагуны в значительной мере опресняется водами р. Аракули, этим и можно объяснить то, что в этом месте господствуют ассоциации взморника, лучше других морских растений переносящего опреснение. По мере нарастания глубины увеличивается и соленость воды. Ассоциация Zosteretum nanae purum сменяется ассоциацией Zosteretum marinae purum, которая состоит из морской травы *Zostera marina* L. (эдификатор ассоциации, относится к II подъярусу II яруса, Cop.$_3$, до 100%). Между вышеназванными ассоциациями находится узкая переходная полоска, включающая оба вида. *Z. marina*, как и *Z. nana*, относится ко II ярусу. Изредка в ассоциации Zosteretum marine purum на гальке встречаются растения I яруса: *Sargassum miyabei* Yendo, *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link и разные виды *Cladophora*. На илисто-песчаных грунтах литорали и верхней сублиторали с глубинами 0.35—1.1 м господствует ассоциация Zosteretum marinae purum. Она как бы окаймляет лагуну, а также занимает отмели. Эдификатором является представитель яруса трав *Zostera marina* L. (Cop.$_3$, 100%). Отдельными экземплярами среди зостеры встречаются водоросли: *Sphaerotrichia dissessa* (Setch. et Gardn.) Kil., *Ectocarpus confervoides* (Roth.) Le Jolis, *Sar-*

gassum miyabei Yendo, *Chaetomorpha crassa* (Ag.) Kütz., *Pylaiella litoralis* (L.) Kjellm., *Phyllospadix iwatensis* Makino. Ширина участка, занимаемого ассоциацией Zosteretum marinae purum, увеличивается вдоль юго-западного и западного берегов, так как в этом районе отмечается более широкая полоса с глубинами 0.35—1.1 м. У западного берега в верхней сублиторальной зоне на илисто-песчаном грунте с примесью ракушки располагается ассоциация Zosteretum marinae rhodomelosum, ширина которой не превышает 10—15 м.[1] Ярус водорослей в этой ассоциации образован



1 2 3 4 5

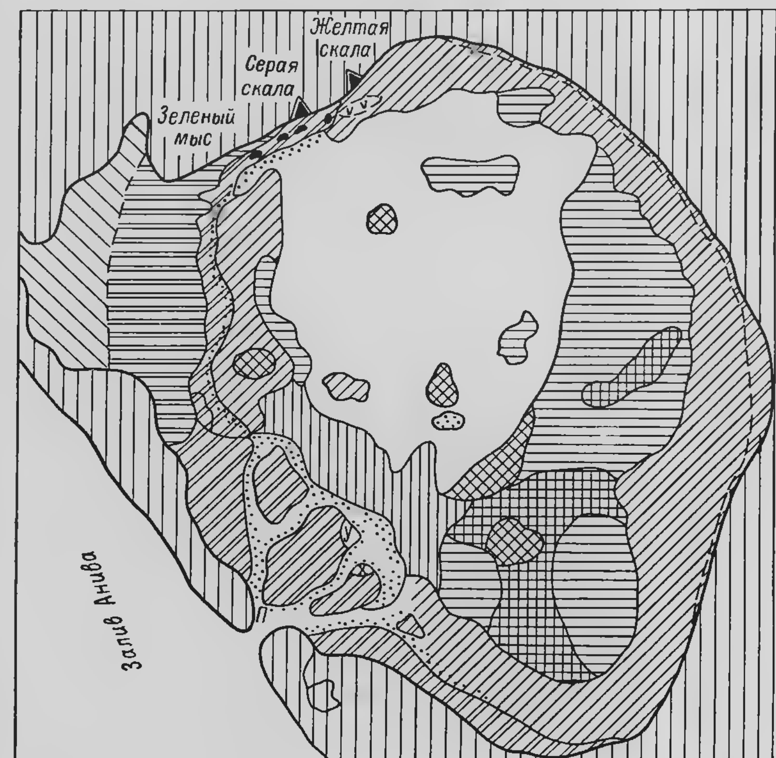
Рис. 1. Схема геоботанических разрезов в лагуне Буссе (1963—1964 гг).

1 — граница лагуны; *2* — границы отмелей; *3* — граница опресненного участка; *4* — скалы; *5* — разрезы со станциями (№№ 1—35).

доминантом *Rhodomela larix* (Turn.) Ag., а ярус трав — морской травой *Zostera marina* L. (Cop.$_1$, 30%). Песчано-илистые грунты литоральной зоны южного берега пролива Суслова, там, где имеется галька и ракушка, заняты ассоциаций Enteromorphetum rhodymeniosum. Эта ассоциация состоит из яруса водорослей *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, (Cop.$_1$, 30%), *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. (15%), последняя растет небольшими группами. Изредка в ассоциации попадаются *Polisiphonia* sp.,*Lithothamnion* sp., *Monostroma* sp. На галечно-песчаных грунтах северного берега пролива в зоне литорали и в верхней сублиторали размещается узкой полосой ассоциация Zosteretum marinae cladophorosum. Рассеянно в ней встречаются *Zostera asiatica* Miki, *Chorda filum* (L.) Lamour., *Enteromorpha* sp. Ассоциации зоны пролива носят скорее морской, а не лагунный характер, так как в этом месте сильнее сказывается влияние залива Анива.

[1] Измерение глубин производилось при квадратурном приливе.

Отдельно можно выделить ассоциации устричной банки центральной отмели и галечно-ракушечного участка южной отмели (рис. 2). На устричнике в литоральной зоне на глубинах 0.5—0.8 м располагается ассоциация Lithothamnietum amphyroosum, а на глубинах 0.8—1.5 м — Cystoseiretum ulvosum. В ассоциации Lithothamnietum amphyroosum встречаются водоросли *Corallina officinalis* L. (Sp. gr., до 15%). *Cladophora* (Sp. gr., до 15%) и *Bryopsis plumosa* (Un.). Ассоциация Cystoseiretum ulvosum расположена в восточной стороне устричной банки и простирается в зону



1 2 3 4 5 6 7 8
9 10 П 11 У 12 Х 13 14 15

Рис. 2. Растительные сообщества лагуны Буссе.

1 — Ahnfeltietum purum; *2* — Ahnfeltietum laminariosum; *3* — Ahnfeltietum chordosum; *4* — Ahnfeltietum laminarioso-chordosum; *5* — Zosteretum asiaticae purum; *6* — Ahnfeltieto-Zosteretum laminariosum; *7* — Zosteretum ahnfeltiosum; *8* — Zosteretum marinae purum; *9* — Zosteretum nanae purum; *10* — Fucetum pelvetiosum; *11* — перифитон; *12* — ассоциации устричника; *13* — ассоциации ракушечника; *14* — опресненный участок у устья р. Аракули; *15* — илистый участок дна, лишенный растительности.

сублиторали. В ней преобладают *Cystoseira* (Cop.$_2$, до 40%) и *Ulva* (Sp., 10—15%); отдельными экземплярами встречаются *Hypophyllum middendorfii*, *Bryopsis plumosa* Lamour., *Ceramium kondoi* Yendo, *Cladophora* sp., *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Chaetomorpha crassa* (Ag.) Kütz., *Hyalosiphonia caespitosa* Okam., *Heterochordaria abietina* (Rupr.) Setch. et Gardn., *Agarum cribrosum* Bory, *Polysiphonia* sp., *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) J. Ag.

Устричная банка окаймляется с северной и западной стороны ассоциацией Zosteretum marinae purum.

У окончания южной отмели недалеко от устричной банки в зоне литорали на ракушечно-галечном грунте отмечена небольшая ассоциация

Colpomenietum cladophorosum. Отдельно можно отметить Fucetum pelvetiosum с *Fucus evanescens* Ag. (Cop.$_2$, 60%) и *Pelvetia wrightii* (Harv.) Yendo (Cop.$_1$, 30%), которая занимает выходы скалистых пород у северного берега. Единичными экземплярами встречаются *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Cladophora* sp., *Campylaephora hypnoides* J. Ag.

Такую своеобразную картину представляет распределение ассоциаций литоральной зоны и верхней сублиторали.

Сублиторальная зона

Гораздо более важными во всех отношениях (в частности, в промысловом) являются растительные сообщества зоны сублиторали. Их восемь: 1) Ahnfeltietum chondrosum, 2) Ahnfeltietum chordosum, 3) Ahnfeltietum laminarioso-chordosum, 4) Ahnfeltietum laminariosum, 5) Ahnfeltietum purum, 6) Ahnfeltieto-Zosteretum laminariosum, 7) Zosteretum asiaticae ahnfeltiosum, 8) Zosteretum asiaticae purum.

На глубинах 1.0—1.7 м лагуна окаймляется ассоциацией Zosteretum asiaticae purum, ее составляет *Zostera asiatica* Miki (Cop.$_3$, 50—85%). Растения в сообществе распределены равномерно. Биомасса зостеры азиатской составляет 3—7 кг на 1 м^2.

Одной из самых распространенных ассоциаций сублиторали является Zosteretum ahnfeltiosum. Ее эдификатором является *Zostera asiatica* Miki (Cop.$_3$, 70—80%), растение I подъяруса II яруса. Высота подъяруса зостеры равна 1.5 м. Зостера проникает до глубины 2.7 м. Содоминантом ассоциации является анфельция неприкрепленной формы (Cop.$_2$, 40—50%), с высотой подъяруса 12—15 см. Неприкрепленная форма анфельции — это особый случай развития водоросли, когда отдельные экземпляры срастаются, переплетаются и образуют на дне скопления в виде шаров или пластов. Шаровидные образования анфельции развиваются только в данной ассоциации, они имеют равномерно диффузное распространение. Биомасса анфельции в этой ассоциации составляет 0.6—1.5 кг/м^2, максимум 2.4 кг/м^2. Отдельными экземплярами среди зарослей зостеры и анфельции встречаются *Chorda filum* (L.) Lamour., *Chondrus pinnulatus* (Harv.) Okam., *Cladophora* sp., *Ceramium* sp., *Ulva* sp. Южную и восточную части лагуны, а также центральную (не полностью) занимают ассоциации Ahnfeltietum laminariosum и Ahnfeltietum laminarioso-chordosum, среди которых встречаются участки Ahnfeltietum plicatae purum. Все три предыдущие ассоциации размещаются на илистом и илисто-песчаном грунтах с глубинами 3.5—7.0 м, эдификатором в них является неприкрепленная форма *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (Cop.$_3$, 60—100%), а доминантами являются *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. (Cop.$_2$—Cop.$_3$, 40—100%) с максимальной высотой 3 м и *Chorda filum* (L.) Lamour. (Sp.—Cop.$_1$, 15—25%) с максимальной высотой 7 м, которые растут на анфельции эпифитно. В этой ассоциации встречаются *Chondrus pinnulatus* (Harv.) Okam. (Sol., менее 5%). Биомасса анфельции в ассоциациях Ahnfeltietum laminariosum и Ahnfeltietum laminarioso-chordosum зависит от величины проективного покрытия ламинарии. Выявлено, что при 20%-м проективном покрытии ламинарии биомасса анфельции на 1 м^2 равна 1.3 кг, а при 90—100%-м — 1.7 кг, тогда как при проективном покрытии 40—50% биомасса достигает 5 кг на 1 м^2 на одной и той же глубине; высота яруса ламинарии в приведенных сообществах равна 2.5—3.0 м. Когда же высота ламинарий не превышает 50—80 см (при проективном покрытии до 90—100%), то продуктивность анфельции равна 5 кг на 1 м^2. Напрашивается вывод, что продуктивность анфельции зависит от характера сложения сообщества, но этот вывод требует экспериментальной проверки с постановкой контрольных аквариумов с анфельцией в сообществах разного сложения.

Особо важную роль в жизни лагуны играет ассоциация Ahnfeltietum chondrosum. Она занимает скалистую часть сублиторали у северного берега на глубинах 0.9—1.4 м. Ее доминантами являются прикрепленная форма *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (Cop.$_2$—Cop.$_3$, 50—70%) с высотой подъяруса 6—9 см и *Chondrus pinnulatus* (Harv.) Okam. (Sp., 15—25%). Анфельция прикрепленной формы способна к половому размножению, в отличие от анфельции неприкрепленной формы, которая размножается только вегетативно. Прикрепленная форма анфельции дает материал для возобновления ее неприкрепленной формы; поэтому, хотя величина ассоциации прикрепленной формы незначительна (десятки метров по протяженности и шириной до 10 м), значение ее для лагуны очень велико. Прикрепленная форма анфельции отдельными экземплярами встречается и в других частях лагуны на гальке и ракушке.

Несколько обособленно стоят своеобразные сообщества, образованные перифитоном (перифитон — совокупность растений, которые обрастают предметы, внесенные в воду человеком). В лагуне Буссе вблизи пролива уже много лет находится в затопленном положении несколько судов, поверхность которых покрыта водорослями *Fucus evanescens* Ag., *Laminaria japonica* Aresch., *Costaria costata* (Turn.) Saund., *Chorda filum* (L.) Lamour., *Cladophora stimpsonii* Harv., *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Monostroma* sp., *Laminaria saccharina* (L.) Lamour.

Заключение

Проведенное геоботаническое обследование позволило выделить в лагуне Буссе четыре основные формации растительности.

1. Ahnfeltieta, объединяющая все ассоциации, эдификатором которых является *Ahnfeltia plicata*.
2. Zostereta, объединяющая все ассоциации, в которых эдификаторную роль играют *Zostera nana*, *Z. marina* и *Z. asiatica*.
3. Fuceta (эдификатор *Fucus evanescens*).
4. Enteromorpheta, где в качестве эдификатора выступают разные виды энтероморфы.

Установлено, что в лагуне Буссе доминирующую роль играют сообщества с анфельцией, поэтому для получения максимальной ее биомассы целесообразно регулировать структуру сообществ путем применения различных методов (подкашивание, добыча с помощью переоборудованных рыбонасосов и др.).

Выяснено также, что северная и центральная части лагуны заняты илом, лишенным какой-либо растительности, хотя, по данным И. П. Иванова (1959), в северной части находились довольно обширные сообщества анфельции. По всей вероятности, произошла экзогенная деградация ценозов в результате неправильного способа добычи анфельции, поэтому одной из самых важных задач является заселение анфельцией центральной и северной частей лагуны. Выполнить эту задачу можно путем рассыпания щебня (в указанных местах), на котором смогут развиваться прикрепленные формы анфельции, а также рассеиванием измельченной на фрагменты (по 2.0—2.5 см) анфельции неприкрепленных форм, способных к вегетативному размножению (Сарочан, 1962).

Водоем лагуны Буссе намечается использовать как питомник по разведению гребешка, трепанга, устриц и креветок, поэтому растительность в лагуне приобретет еще большее значение, так как она является первичным звеном в цепи питания морских организмов.

В последнее время все большее внимание уделяется комплексному изучению растительности, животного мира и экотопов моря, т. е. изучению морских биогеоценозов. Тщательное изучение растительных сообществ помогает более глубокому раскрытию существенных биогеоценотических связей. В свою очередь изучение фауны и среды обитания позволяет узнать, как животные и среда влияют на растительные сообщества. Познав наиболее существенные связи между компонентами биогеоценоза, можно будет регулировать его жизнедеятельность в интересах науки и хозяйства и давать точные прогнозы на будущее.

Список водорослей, собранных в лагуне Буссе

1. *Agarum cribrosum* Bory.
2. *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries.
3. *Ahphiroa rigida* Lamour.
4. *Bryopsis hypnoides* Lamour.
5. *B. plumosa* (Huds.) Ag.
6. *Campylaephora hypnoides* J. Ag.
7. *Chaetomorpha crassa* (Ag.) Kütz.
8. *Chondrus pinnulatus* (Harv.) Okam.
9. *Chorda filum* (L.) Lamour.
10. *Chordaria magellanica* Kylin.
11. *Ceramium kondoi* Yendo.
12. *C. rubrum* (Huds.) Ag.
13. *Ceramium* sp.
14. *Cladophora* sp.
15. *C. stimpsonii* Harv.
16. *Colpomenia sinuosa* (Roth.) Derb. et Sol.
17. *Corallina officinalis* L.
18. *Costraria costata* (Turn.) Saund.
19. *Cystoseira crassipes* Ag.
20. *Ectocarpus confervoides* (Roth.) Le Jolis.
21. *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.
22. *Enteromorpha* Sp.
23. *Fucus evanescens* Ag.
24. *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papanf.
25. *Gratelupia* sp.
26. *Heterochordaria abietina* (Rupr.) Setch. et Gardn.
27. *Hyalosiphonia caespitosa* Okam.
28. *Hypophyllum middendorfii* (Rupr.) Kylin.
29. *Laminaria japonica* Aresch.
30. *L. saccharina* (L.) Lamour.
31. *Lithothamnion* sp.
32. *Monostroma* sp.
33. *Pelvetia wrightii* (Harv.) Yendo.
34. *Polysiphonia japonica* Harv.
35. *Polysiphonia* sp.
36. *Porphyra* sp.
37. *Pylaiella litoralis* (L.) Kjellm.
38. *Rhodomela larix* (Turn.) Ag.
39. *Rhodymenia palmata* (L.) Grev.
40. *Sargassum miyabei* Yendo.
41. *S. pallidum* (Turn.) C. Ag.
42. *S. ytosiphon lomentarius* (Lyngb.) J. Ag.
43. *Sphaerotrichia dissessa* (Setch. et Gardn.) Kyl.
44. *Tichocarpus crinitus* (Gmel.) Rupr.
45. *Ulva pertusa* Kjellm.

Морские травы, собранные в лагуне

1. *Phyllospadix iwatensis* Makino.
2. *Zostera asiatica* Miki.
3. *Z. marina* L.
4. *Z. nana* Roth.

ЛИТЕРАТУРА

Г а й л Г. И. (1949). Анфельциевое хозяйство в лагуне Буссе. — З и н о в а А. Д. (1953). Определитель бурых водорослей северных морей СССР. — З и н о в а А. Д. (1955). Определитель красных водорослей северных морей СССР. — З и н о в а А. Д. (1962). К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы мирового океана. — З и н о в а Е. С. (1928). Водоросли Японского моря (зеленые). Изв. Тихоокеанск. научн. пром. ст., II. — З и н о в а Е. С. (1929). Водоросли Японского моря (бурые). Изв. Тихоокеанск. научн. пром. ст., III. — З и н о в а Е. С. (1940). Водоросли Японского моря (красные водоросли *Rhodophyceae*). Тр. Тихоокеанск. ком. АН СССР, V. — И в а н о в И. П. (1959). Отчет Анфельциево-биологической станции СахТИНРО за 1958 год. — К о м а р о в Н. Ф. (1934). Методика изучения сорной растительности. Сов. бот., 3. — К о р ч а г и н А. А. (1964). Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. Полевая геоботаника, III. — К о с т р и ц а И. Б., С. И. И в а н о в, Е. Г. З е н е в и ч, Л. Л. Л о т к о в. (1958). Картография. — Л е о н о в А. К. (1960). Региональная океанография, 1. — Л у н д б е р г А. Р., Е. К. Ш е л е г о в а. (1963). Гидрологические условия в лагуне Буссе. — П е т р о в К. М. (1962). Новые методы учета подводной растительности. Тр. Всесоюзн. совещ. работн. водоросл. пром. СССР, 1. — П о н я т о в с к а я В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. Полевая геоботаника, III. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова. — С а р о ч а н В. Ф. (1962). Об искусственном разведении водорослей в условиях Дальнего Востока. Тр. Всесоюзн. совещ. работн. водоросл. пром. СССР, 1. — Ю н а т о в А. А. (1964). Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадок и заложение экологических профилей. Полевая геоботаника, III. — C h a p m a n V. J. (1962). The algae. — O k a m u r a K. (1907). Icones of Japanese algae, I, 1. — O k a m u r a K. (1909). Icones of Japanese algae, II, 1. — S e d a v a S. (1961). Coloured illustrations of the seaweeds of Japan. — T o k i d a J. (1960). The marine algae of Southern Saghalien. Reprinted from the memoirs of the faculty of fisheries. Hokkaido University, II, 3.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 22 IX 1967).

SUMMARY

The article comprises the results of the geobotanical investigation of the Bousset Lagoon. The main principles governing the submarine plant associations in the lagoon are formulated and the distribution of these associations over the bottom of the lagoon is mapped.

УДК 582.893(571.6)

М. Г. Пименов

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ANGELICA* L., ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА СОВЕТСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

С 11 рисунками

M. G. PIMENOV. THE ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION SPECIES OF *ANGELICA* L. OCCURRING IN THE SOVIET FAR EAST

В фитогеографических работах, будь то анализ определенной флоры или ботанико-географическое районирование, данные о распространении зонтичных используются в чрезвычайно ограниченном объеме. Что касается *Angelica*, то можно назвать лишь несколько работ (Hultén, 1928; Гагнидзе, 1961), где ареалы отдельных видов этого рода применены в ботанико-географических построениях. Даже при анализе флоры Дальнего Востока, где род *Angelica* представлен наиболее широко, он не привлек внимания исследователей, разработавших основные положения истории флоры Восточной Азии и, в частности, советского Дальнего Востока (Diels, 1901, 1913; Комаров, 1908; Вульф, 1944; Сочава, 1945; Васильев, 1958). Это в значительной степени объясняется отсутствием в литературе карт распространения большинства видов рода. Только в самое последнее время ряд схематических карт распространения дальневосточных видов опубликован П. Г. Горовым (1966). В этих картах, однако, есть ряд частных неточностей, отмечаемых нами ниже при характеристике распространения соответствующих видов — *A. cincta* H. Boiss. (*A. amurensis* Schischk.), *A. viridiflora* (Turcz.) Benth., *A. maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth., *A. saxatilis* Turcz., *A. dahurica* (Fisch.) Benth. et Hook., *A. czernaevia* (Fisch. et C. A. Mey.) Kitagawa. Кроме того, наша трактовка объема некоторых видов отличается от таковой у Горового (*A. anomala* Lallem., *A. grosseserrata* Maxim.), в связи с чем ареалы этих видов приобретают иной характер.

Анализ ареалов и ценотической приуроченности наших дальневосточных дудников не оставляет сомнений в том, что они представляют собой автохтонный элемент местной неморальной флоры. Среди современных неморальных областей Восточная Азия считается районом с наиболее сохранившимися с третичного периода составом флоры и группировками растительности, а по мнению многих исследователей, она является и местом первоначального формирования умеренной флоры. Поэтому анализ распространения ее автохтонных элементов, к числу которых мы причисляем виды *Angelica*, может быть полезным при анализе истории и географических связей всей современной неморальной растительности и флоры. Мы полагаем, что детальные карты ареалов видов этого рода представляют определенный интерес также в связи с тем, что виды *Angelica* содержат значительные количества биологически активных веществ (кумаринов и эфирных масел) и могут рассматриваться как перспективная в медицинском отношении группа растений.

Распространение рода

Виды рода *Angelica* распространены в Европе, Азии и Северной Америке (рис. 1). Пять видов *Angelica* указывалось для Новой Зеландии. Эти виды, в соответствии с точкой зрения Даусона (Dawson, 1961, 1967), мы считаем принадлежащими к особому роду *Gingidium* Forst. Таким образом, Новая Зеландия исключается из ареала рода *Angelica*. Ареал рода простирается от субтропиков и гор северной окраины тропической зоны до окраин Арктики. Как в собственно тропиках, так и в высокой Арктике дудники не встречаются. Наибольшая концентрация видов наблюдается во влажных горных районах, расположенных на окраинах материков, где развиты листопадные широколиственные леса, и род в целом может быть охарактеризован как неморальный. Как в Евразии, так и в Америке виды *Angelica* совершенно отсутствуют в пределах аридных районов, а в гумидных областях явно тяготеют к Тихому океану: число видов рода в притихоокеанской Азии и Северной Америке много больше, чем в Европе и приатлантической Америке. Эти особенности совершенно не отражены на схематической карте ареала *Angelica* у Матайса (Mathias, 1965).

Ареал рода может быть разбит на несколько частей, характеризующихся неодинаковым количеством видов и различной оригинальностью состава дудников в видовом и секционном отношениях.

1. Юго-Западный и Западный Китай (окраина Тибетского плато в провинциях Юньнань, Сычуань и южной части Ганьсу). Состав дудников выявлен недостаточно полно, но уже сейчас отсюда известно 26 видов, часто найденных только в locus classicus. Этот район, которому отводится исключительное место в современных представлениях о происхождении всей умеренной флоры, представляет и для рода *Angelica* центр наибольшего видового разнообразия.

2. Северный Китай отличается заметным эндемизмом, уступающим, однако, эндемизму первого района. Большинство местных оригинальных видов описано из горных районов провинций Хебей и Шаньси, покрытых широколиственными лесами (Kung, Wang, 1934). Между неморальной растительностью Юго-Западного, Западного и Северного Китая прослеживается территориальная связь (Wang, 1961).

3. Район Китайской равнины. В противоположность первым двум районам густозаселенная Китайская равнина, где почти не сохранилось естественной растительности, характеризуется очень незначительным числом видов *Angelica*, к тому же в большинстве своем неоригинальных.

4. Японо-маньчжурский район — один из центров развития рода (27 видов). Большинство наших дальневосточных дудников принадлежит именно к этому географическому центру.

5. Гималайско-среднеазиатский район характеризуется малым количеством видов *Angelica*, особенно в районе Гималаев. В Средней Азии (Тянь-Шань и частично Памир) появляются виды подрода *Archangelica*, представленные в числе двух видов также в Гималаях.

6. Берингийский район — здесь встречается только 4 вида *Angelica*.

7. Западноамериканский район — один из центров рода (15 видов), значительно уступающий по разнообразию дудников району Восточной Азии.

8. Восточноамериканский (приатлантический) район значительно беднее предыдущего (6 видов). Той флористической связи Восточной Азии и приатлантической Северной Америки, которая со времен А. Грея обнаружена для многих родов умеренной флоры, в роде *Angelica* не прослеживается.

9. Европейско-сибирский район характеризуется бедностью видами дудников. Некоторое увеличение числа видов наблюдается лишь в Пиренеях. На востоке в Забайкалье этот район соприкасается с японо-маньчжурским, но у них нет ни одного общего вида *Angelica*. Можно предположить, что налегание ареалов восточноазиатских и европейских видов в районе Байкала и Забайкалья — явление вторичное, и при более суро-

вых условиях, чем современные, ареал *Angelica* был в этом месте разъединен.

10. Кавказский район изолирован от остального ареала *Angelica*. Видовое разнообразие невелико, но больше, чем в Восточной Европе и Сибири.

Область японо-маньчжурской умеренной флоры, вероятно, отличается наибольшей видовой концентрацией невысокогорных видов *Angelica*.



Рис. 1. Ареал рода *Angelica*.

Например, в Приморье большинство видов рода сосредоточено в долинных и низкогорных широколиственных лесах и на лугах, развившихся на их месте, и не поднимается в пояс темнохвойных лесов и тем более в высокогорья (за немногими исключениями). Такое же экологическое место род сохраняет в горах Ву-Тай-Шань (Северный Китай). Южнее количество равнинных видов снижается, и они доходят на юг только до Кантона и Гонконга (*A. citriodora* Hance). В то же время горный Юго-Западный и

Западный Китай характеризуются значительным видовым разнообразием дудников, притом, весьма вероятно, еще недостаточно выявленным. Именно отсюда с наибольшей долей вероятности приходится ожидать описания новых видов рода. Все эти виды концентрируются в сравнительно ограниченном районе, расположенном вдоль восточной границы Тибетского нагорья. Насколько можно судить по описаниям, большинство местных видов встречается на высотах 2500—3000 м над ур. м. и выше и многие не имеют той непосредственной связи с широколиственными лесами, которая наблюдается севернее. Виды *Angelica* Западного Китая в значительной своей части представляют элемент субальпийского высокотравья. Горы этого района достигают уровня вечных снегов и характеризуются нивальным поясом и альпийским типом высокогорной растительности, в этом отношении более напоминая Кавказ, чем горы нашего Дальнего Востока.

В связи с этим не лишено интереса распределение видов *Angelica* на Кавказе, несмотря на то, что их здесь очень немного, не только по сравнению с Западным Китаем, но и с Приморьем и Приамурьем. Все они в той или иной степени связаны с верхней границей леса и субальпийскими лугами, где встречаются вдоль ручьев, на сырых каменистых осыпях и в других подобных местообитаниях. В то же время формации неморальных лесов колхидского типа заметно беднее видами *Angelica*. Можно предполагать, что подобные взаимоотношения существуют и в горах Западного Китая. При этом, однако, несомненен тот факт, что как на Кавказе, так и в Восточной Азии, в своем распространении виды *Angelica* не выходят за пределы областей неморальной растительности.

В горах нашего Дальнего Востока с их гольцовым типом высокогорной растительности для развития подобных видов нет необходимых условий. Все виды *Angelica*, даже растущие на скалах (например, некоторые виды в Японии), нуждаются в высокой влажности почвы и воздуха. Поэтому виды, экологически сходные с кавказскими и западнокитайскими высокогорными, в Приморье и Приамурье почти не представлены, за исключением *A. saxatilis* Turcz. Этот вид обитает в субальпийском (подгольцовом) поясе, главным образом вместе с каменной березой, и здесь приурочен к ручьям или влажным полянам с близкой к высокотравью растительностью. Наблюдается образование сходных экотипов у *A. cincta* H. Boiss., вида в общем низкогорного и равнинного. На Сахалине высокотравье с участием нескольких видов *Angelica* поднимается до верхнего предела лесов.

Таким образом, на примере рода *Angelica* прослеживается связь горной (и даже высокогорной) флоры субтропиков и равнинной неморальной флоры умеренного пояса. В Восточной Азии, где наблюдается постепенный переход от субтропиков к умеренной флоре, эта связь прослеживается наиболее определенно.

Границы распространения рода

В Северной Европе *Angelica* (*A. sylvestris*, *A. archangelica*) встречается до северного побережья Норвегии (Hultén, 1950), на Кольском полуострове эти виды также доходят до берегов Баренцева моря. На севере европейской части СССР граница ареала рода идет через нижнее течение Северной Двины и Печоры, охватывает п-ов Канин, Малоземельскую и Большеземельскую тундры и о. Колгуев, пересекает Северный Урал. На берегах Обской губы граница проходит по 67° с. ш., Енисей она пересекает по 71° с. ш., причем эту границу образует *Angelica* (*Archangelica*) *decurrens*. В Якутии, где на огромных пространствах встречается только этот вид, граница проходит через Оленек, низовья Лены и Верхоянский хребет, вдоль которого она резко опускается к югу. В южной Якутии, по хребтам, отделяющим ее от Охотского побережья, границу образует *Angelica* (*Coelopleurum*) *saxatile*, далее на восток — *A. gmelinii* из той же секции. Ареал последнего вида из Чукотки переходит на Аляску, не охватывая только ее северную часть. Из Аляски граница ареала рода идет резко на

юг; ее образуют *A. gmelini* и *A. genuflexa*. На тихоокеанском побережье Канады и в Скалистых горах в США наблюдается один из максимумов сосредоточения видов *Angelica*. На восток эти виды доходят до Альберты, Монтаны, Айдахо, Юты и Аризоны, на юг — до границ Мексики.

Изолированный участок ареала (*A. nelsonii* Coult. et Rose) имеется в Центральной Америке (Matuda, 1957). Другой изолированный фрагмент ареала *Angelica* в Северной Америке занимает атлантическую часть Канады и США от Лабрадора до Флориды, на запад до штатов Миннесота, Миссури и Миссисипи.

В Восточной Азии виды *Angelica* на юге достигают о. Тайвань и прилежащей части континентального Китая, но совершенно отсутствуют в Индокитае. Самой южной частью ареала *Angelica* является Юньнань, откуда граница идет по южным склонам Гималаев, где количество видов, известных из Непала и Кашмира, очень мало по сравнению с числом их в Юньнани и Сычуани. В настоящее время трудно установить, существует ли в восточных Гималаях дизъюнкция в распространении *Angelica* или нет. По крайней мере здесь полностью сменяется состав видов. В Афганистане *Angelica* встречается только в восточной части страны (Нуристан, Курам), откуда граница рода переходит в советскую Среднюю Азию, охватывая ее восточную горную часть. По Тянь-Шаню граница идет на восток в пределы Синьцзяна. Здесь она образована видом *Angelica* (*Archangelica*) *brevicaulis*. Граница огибает пустыни Центральной Азии и Тибет, вдоль Гималаев идет на восток до западной части Юньнани, Сычуани и Камского нагорья. Отсюда граница идет на северо-восток до гор провинции Хебей, далее — в Северо-Восточный Китай. В лёссовой области Северного Китая виды *Angelica* не встречаются. От Северо-Восточного Китая граница поворачивает на запад и проходит через Большой Хинган. В пределах Монголии границу рода образует *Angelica* (*Archangelica*) *decurrens*, которая на юг доходит почти до пустыни Гоби, встречается в Хангае, Монгольском Алтае, самой северной части Синьцзяна и Прибалхашья. Отсюда граница идет через Западно-Сибирскую низменность, Южный Урал, нижнюю Волгу, Предкавказье, южную часть Украины и уходит на Балканы. Изолированный фрагмент ареала имеется на Кавказе.

Распространение видов *Angelica* на советском Дальнем Востоке

Нами составлены карты распространения всех 14 видов *Angelica*, встречающихся на советском Дальнем Востоке. В основу этих карт положены гербарные материалы, хранящиеся в Ленинграде (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР), Москве (Университет, Главный ботанический сад, Всесоюзный институт лекарственных растений), Владивостоке (Дальневосточный филиал АН СССР) и Иркутске (Восточно-Сибирской филиал АН СССР), наши сборы на Дальнем Востоке, а также сведения, имеющиеся в литературе. Часть карт опубликована нами ранее (Пименов, 1964, 1965а, 1965б), для 4 видов карты составлены впервые; остальные карты уточняют, а частично и исправляют сведения, имеющиеся в литературе (Горовой, 1966).

Большинство наших видов *Angelica* принадлежит к японо-маньчжурскому флористическому центру. Наряду с видами, связывающими флору Японских островов с флорой Азиатского материка (*A. decursiva*, *A. miqueliana*, *A. dahurica*, *A. maximowiczii*), можно выделить 2 основные группы — островную (*A. ursina*, *A. sachalinensis*, *A. genuflexa*) и материковую (*A. cincta*, *A. czernaevia*, *A. viridiflora*, *A. grosseserrata*, *A. anomala*).

По характеру распространения дальневосточные виды *Angelica* можно разбить на следующие группы:

I. Азиатско-американские виды.

1. *A. genuflexa* Nutt. (рис. 2). Показано, что описанный с Сахалина вид *A. refracta* Fr. Schmidt идентичен с *A. genuflexa* Nutt., ранее описанной с тихоокеанского побережья Канады (Hultén, 1930; Тихомиров, Пименов, 1963). В таком случае характер ареала *A. genuflexa* амфипацифический; его разрыв в области Алеутских островов объясняется (Hultén, 1960) крайне суровыми условиями тех мест, при которых *A. genuflexa* не успевает дать зрелые плоды. Обращают на себя внимание несомненно реликтовые местонахождения *A. genuflexa* в окрестностях Магадана, где она впервые была собрана В. Н. Васильевым.

2. Комплекс *A. gmelinii* (Пименов, 1965а) включает в себя несколько видов, распространенных в притихоокеанских частях Северной Америки и Северной Азии, а также *A. lucida* L. из приатлантической части Америки. Последний вид отделен значительной дизъюнкцией от основной части ареала секции *Coelopleurum*.

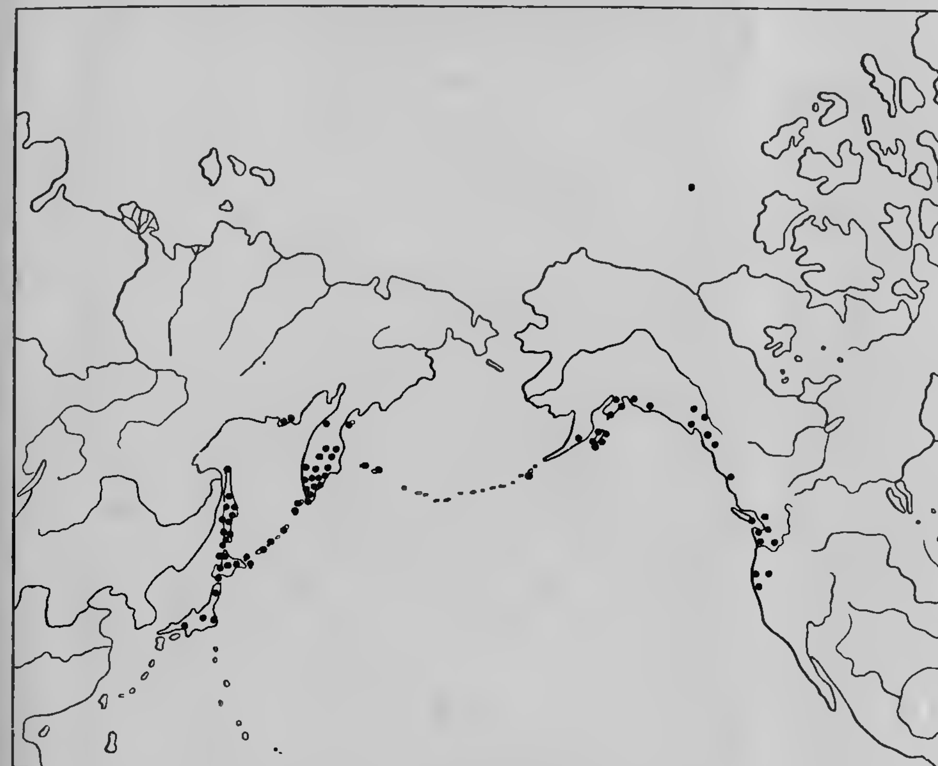


Рис. 2. Ареал *Angelica genuflexa* Nutt.

II. Китайско-японские виды.

1. *A. decursiva* (Miq.) Franch. et Savat., по нашему мнению, — один из наиболее архаичных видов из числа встречающихся в СССР. На территорию советского Дальнего Востока заходит лишь крайней северной частью ареала, доходящего на юг до Тайваня, Гуйджоу и Юньнани (рис. 3). Схематическая карта распространения этого вида на территории Китая составлена нами преимущественно по литературным данным (Diels, 1901, 1905; Boissieu, 1903; Handel-Mazzetti, 1936; Steward, 1958; Hiroe, 1958), так как материалов по *A. decursiva* из этой части ее ареала в гербариях СССР очень мало. Обычен в южной и средней частях Японии (Hiroe, Constance, 1958). У нас ценотически связан с южными по своему характеру формациями японской ольхи (*Alnus japonica* Sieb. et Zucc.) и зубчатого дуба (*Quercus dentata* Thunb.), которые, особенно первая, насыщены древними реликтами.

2. *A. miqueliana* Maxim. — вид, недавно найденный в СССР В. Н. Ворошиловым (1960); ранее его смешивали с *A. viridiflora* и *A. grosseserrata* (*A. koreana*). Распространена на самом юге Приморья. На

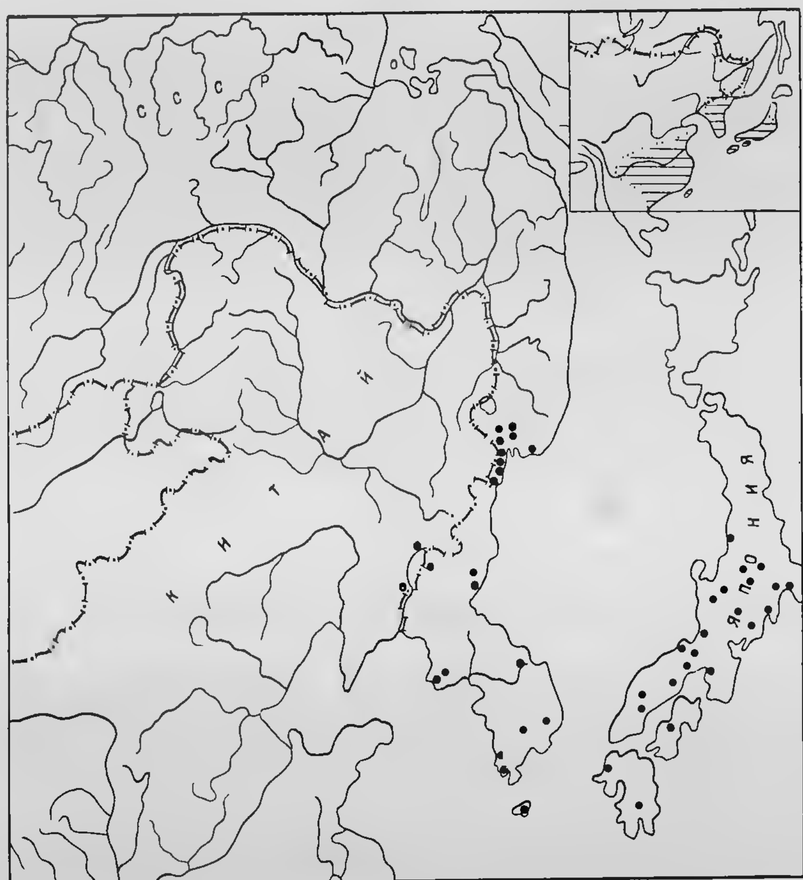


Рис. 3. Ареал *Angelica decursiva* (Miq.) Franch. et Savat.

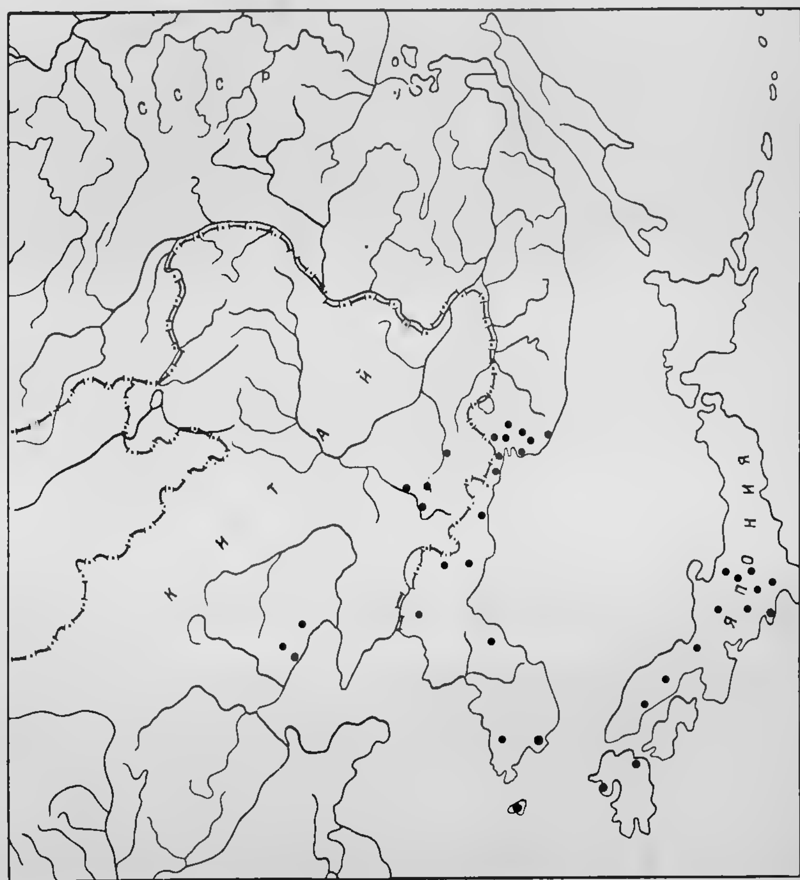


Рис. 4. Ареал *Angelica miqueliana* Maxim.

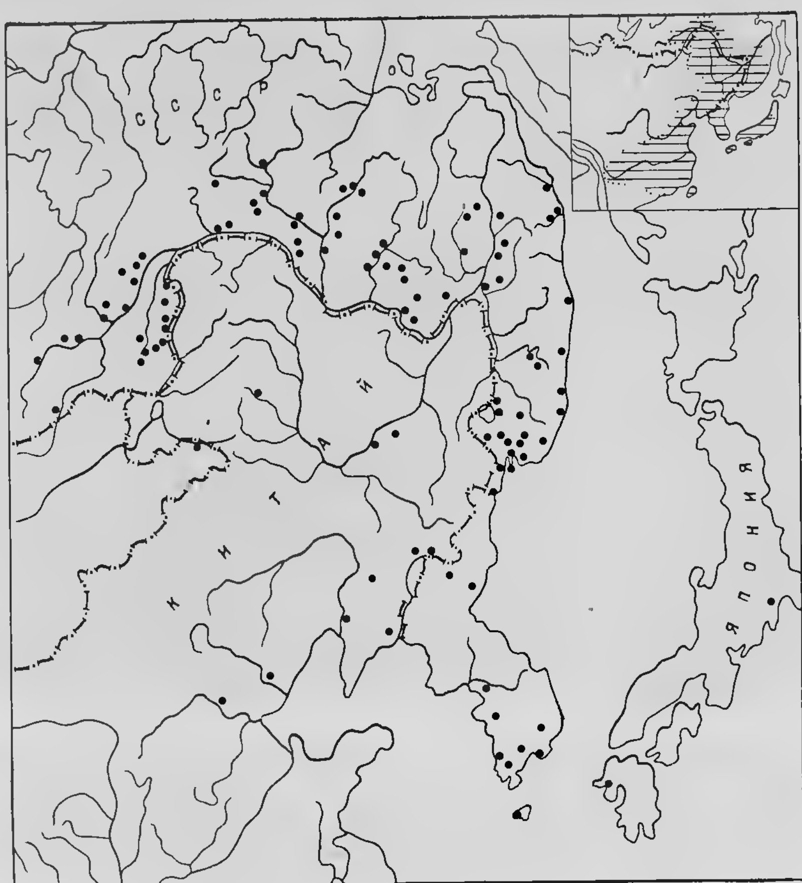


Рис. 5. Ареал ***Angelica** dahurica* (Fisch.) Benth. et Hook. s. l.

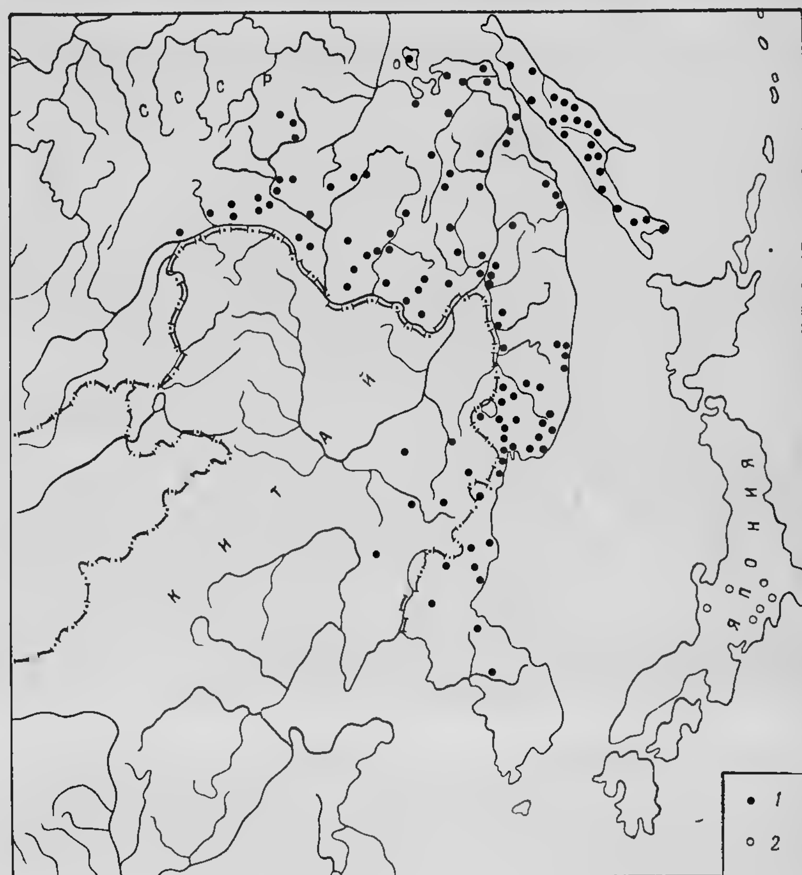


Рис. 6. Ареалы *Angelica maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. (*1*) и *A. florentii* Franch. et Savat. (*2*).

север доходит до р. Тудагоу, где была обнаружена нами в нескольких местах (Староварваровка, Виноградовка). Вне СССР известна из Японии, Северного и Северо-Восточного Китая (Franchet, 1884; Hiroe, Constance, 1958; Hiroe, 1958; Kitagawa, 1960) (рис. 4).

3. *A. dahurica* (Fisch.) Benth. et Hook. В Восточной Азии встречается целый ряд близко родственных видов секции *Callisace*, часто рас-

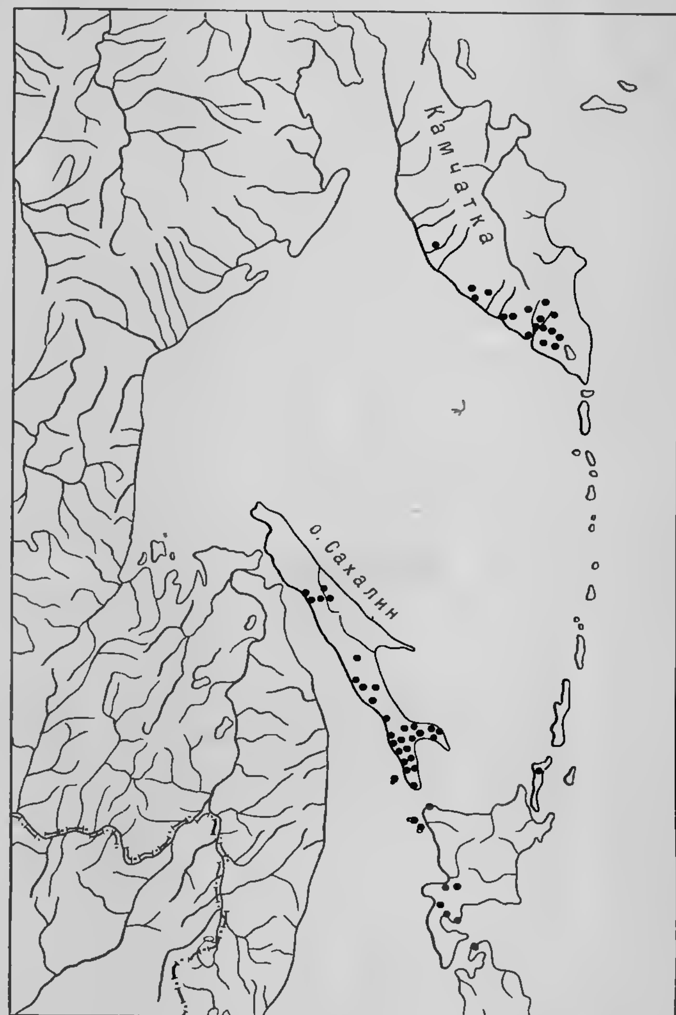


Рис. 7. Ареал *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim.

сматриваемых как разновидности *A. dahurica*. Таковы в Японии *A. glabra* Makino, на Тайване *A. formosana* H. Boiss., в Северном Китае *A. porphyrocaulis* Nakai et Kitagawa (*A. sulcijuga* Maxim. in herb.), в Центральном Китае *A. macrocarpa* Wolff и *A. tschiliensis* Wolff. Собственно *A. dahurica* распространена в континентальной части Дальнего Востока, главным образом в бассейне Амура и на п-ове Корея. На запад доходит до Яблонового хребта. Указания этого вида для Прибайкалья и Якутии (Горовой, 1966) ошибочны и происходят от смешения этого вида с *A. decurrens*. Поскольку расы *A. dahurica* значительной части Китая еще не изучены (на юг она доходит до Сычуани), мы рассматриваем *A. dahurica* s. l. как комплекс рас притихоокеанской Азии (рис. 5). Эту карту, особенно в отношении южной части ареала, приходится рассматривать лишь как ориентировочную, так как *A. dahurica* культивируется как лекарственное растение во многих районах Китая вне естественного ареала (Sung, Chu, Cheng, 1965).

4. *A. maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. s. str. распространена в Приморье, Приамурье, на Сахалине, в Северо-Восточном Китае и в Северной Корее, но очень близкий вид — *A. florentii* Franch. известен из центральной Японии (рис. 6). Для *A. maximowiczii* характерна значительная изменчивость формы конечных долей листа, причем различные формы встречаются в разных частях ареала вида.

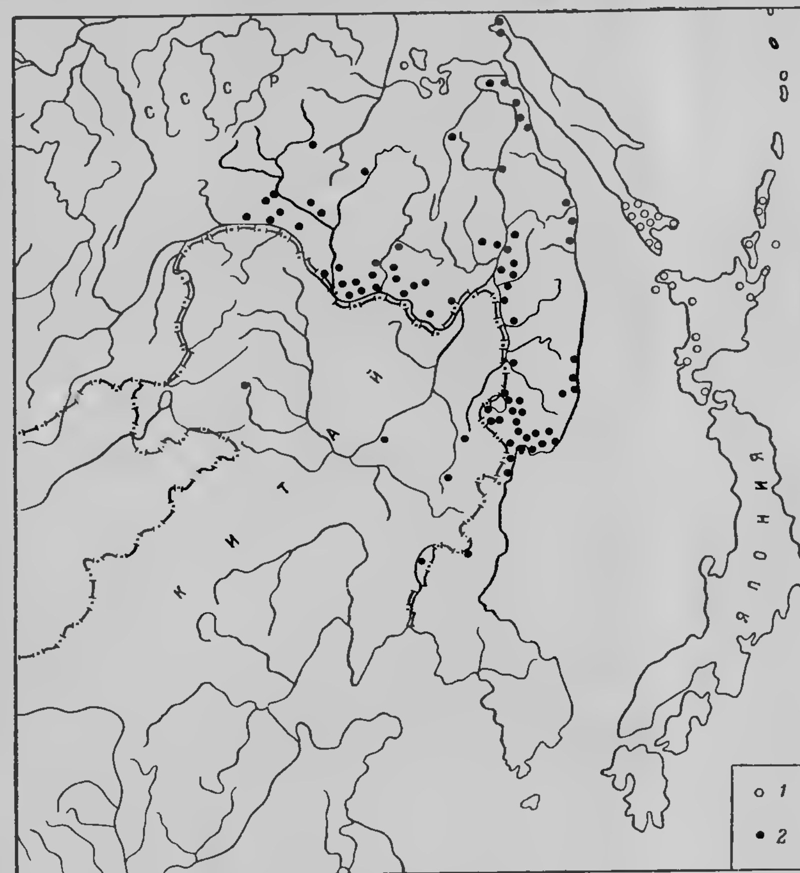


Рис. 8. Ареалы *Angelica sachalinensis* Maxim. (*1*) и *A. cincta* H. Boiss. (*2*).

Мы не видим достаточных оснований для отнесения подавляющего большинства гербарных материалов по этому виду из Приморья и Приамурья к особой var. *australis* (Kom.) Gorovoi. Ареал, опубликованный П. Г. Горовым (1966, рис. 99), кроме того, недостаточно отражает распространение этого вида на п-ове Корея, в Северо-Восточном Китае, на Сахалине и в южной части побережья Охотского моря.

III. Северо-тихоокеанские (приохотские) виды.

1. *A. ursina* (Rupr.) Maxim. (рис. 7) распространена на значительной части Сахалина, Хоккайдо, крайнем севере Хонсю, а также на ограниченной части западной Камчатки (Hultén, 1928).

2. *A. sachalinensis* Maxim. имеет еще более узкий ареал, ограниченный Сахалином, Хоккайдо и южными Курилами (рис. 8). Близка к континентальной *A. cincta* H. Boiss. (*A. amurensis* Schischk.), с которой образует один ряд (series *Anisopleura*).

IV. Маньчжурские виды.

К этому типу ареала принадлежит большинство видов рода *Angelica* Приморья и Приамурья.

1. *A. cincta* H. Boiss. распространена в бассейне Амура, в Северной Корее и на крайнем севере Сахалина (Пименов, 1964). Указание этого вида для Забайкалья (Попов, 1957) оказалось ошибочным, в чем нам удалось убедиться в результате просмотра гербария Восточно-Сибирского филиала АН СССР. Соответствующий материал относится к *A. dahurica*. Крайняя западная точка ареала *A. cincta* — Джалинда в верхнем течении Амура (рис. 8). На карте распространения этого вида у Горового (1966, рис. 85) он ошибочно указан для о. Хоккайдо (там растет близкая *A. sachalinensis* Maxim.), но не приводится для Сахалина.

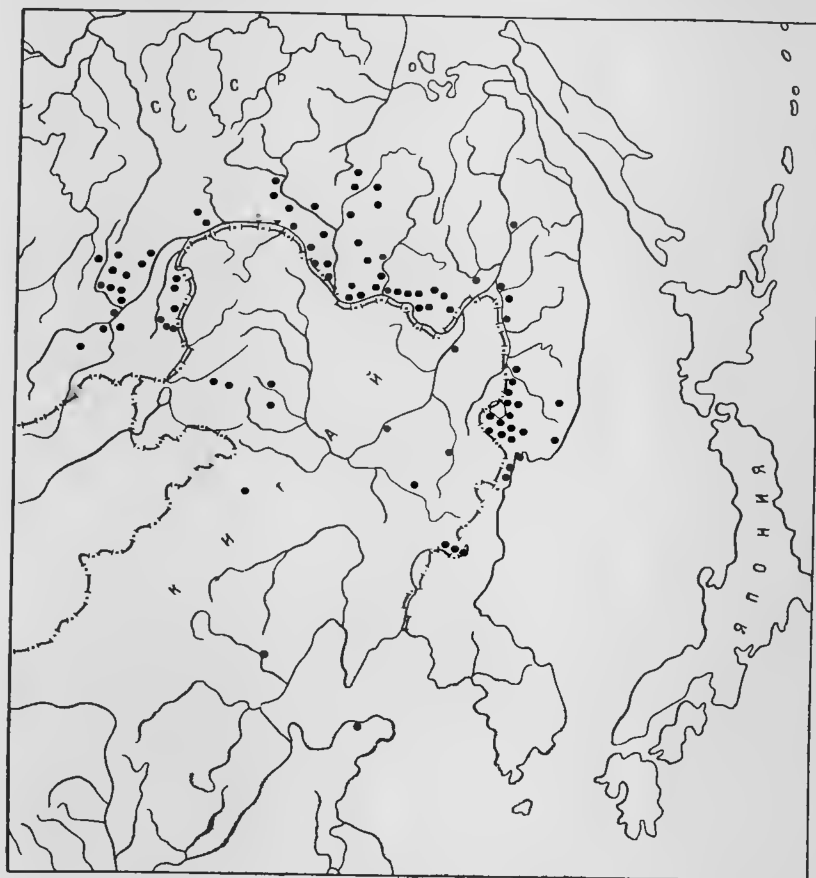


Рис. 9. Ареал *Angelica czernaevia* (Fisch. et C. A. Mey.) Kitag.

2. *A. czernaevia* (Fisch. et M. A. Mey.) Kitagawa (рис. 9). В Прибайкалье, вопреки мнению Горового (1966, рис. 106), не встречается.
3. *A. viridiflora* (Turcz.) Benth. (рис. 10). В междуречье Енисея и Ангары указана Горовым ошибочно; соответствующий гербарный материал относится, по всей видимости, к *A. palustris*. *A. czernaevia* и *A. viridiflora* проникают в Забайкалье, а на Дальнем Востоке тяготеют к сравнительно сухим районам.
4. *A. grosseserrata* Maxim. Для территории СССР указывался под более поздним названием *A. koreana* Maxim. (Шишкин, 1951; Горовой, 1966; Ворошилов, 1966, и др.). Последний вид был описан К. И. Максимовичем (1887) из Посьета и известен всего в нескольких пунктах южного Приморья, Северной Кореи и прилегающей части Северо-Восточного Китая. *A. grosseserrata* распространена в Корее, Северном и Северо-Восточном Китае (Kitagawa, 1935) и широко культивируется в ряде дальневосточных стран как лекарственное растение. Поэтому карта распространения *A. koreana*, опубликован-

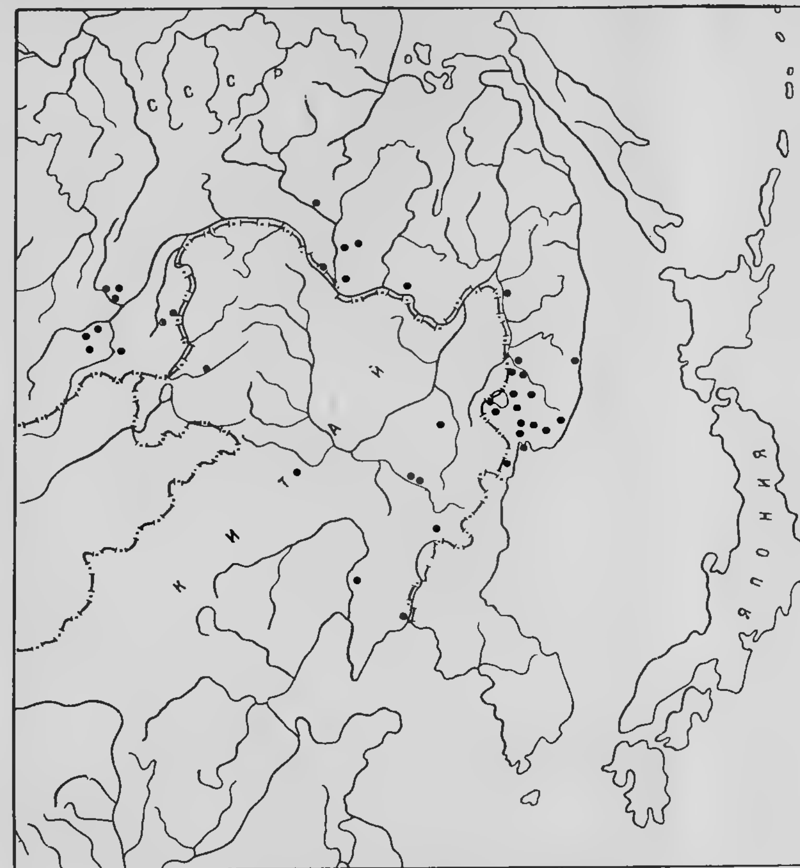


Рис. 10. Ареал *Angelica viridiflora* (Turcz.) Benth.

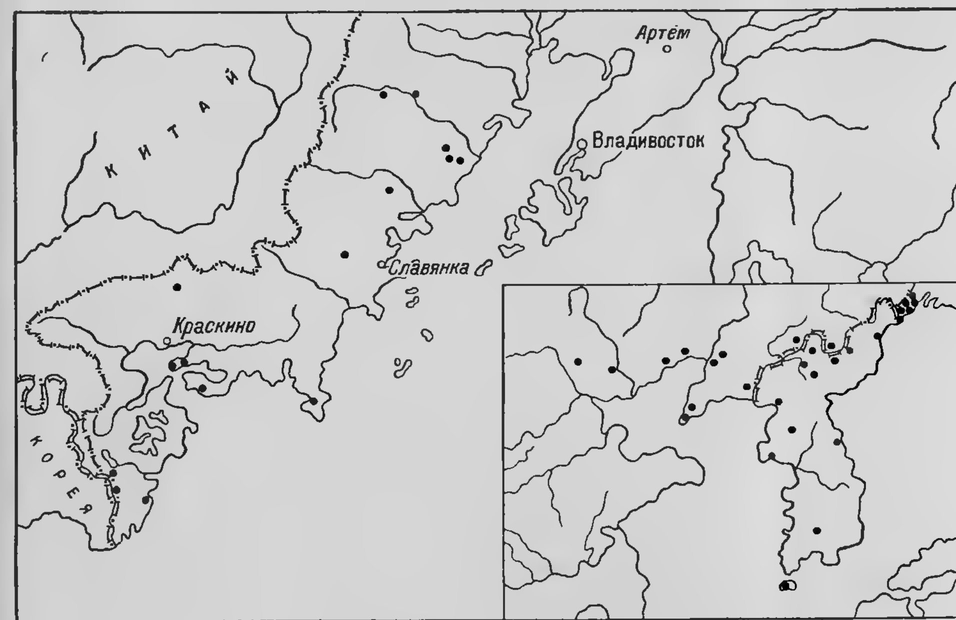


Рис. 11. Ареал *Angelica grosseserrata* Maxim.

ная Горовым (1966, рис. 96), показывает лишь небольшую северную часть ареала *A. grosseserrata* (рис. 11).

5. *A. anomala* Lallem. Анализ ареала этого вида сделан нами в специальной заметке (Пименов, 1965б).

V. Охотские виды.

1. *A. saxatilis* Turcz. — единственный высокогорный вид советского Дальнего Востока, выходящий, однако, к морю на Охотском побережье (Пименов, 1965а). В идентичности с этим видом *Coelopleurum alpinum* Kitagawa нам удалось убедиться при просмотре изотипа и фотографий типа последнего вида, любезно предоставленных нам из гербария Токийского университета. При сравнении ареалов видов *Angelica*, встречающихся на советском Дальнем Востоке, выявляется ряд их интересных особенностей. На одинаковых широтах количество видов *Angelica* на островах меньше, чем на материке (Приамурье — 7, Сахалин — 6, Курилы — 4; Приморье — 12, Хоккайдо — 7; п-ов Корея — 20, Хонсю — 15).

Характеризуя распространение материковых видов *Angelica* можно отметить, что северная граница большинства из них не выходит за пределы бассейна Амура. При этом по распространению в нижнем течении Амура они могут быть разделены на 2 группы. *A. cincta* и *A. maximowiczii* выходят здесь к Охотскому морю, проникая значительно дальше на север, чем остальные виды, не достигающие даже района Комсомольска.

Интересно сравнить сходные в общих чертах ареалы *A. dahurica* и *A. cincta* — двух наиболее обычных видов рода в Приморье и Приамурье. Судя по их экологии (а *A. dahurica* явно более гигрофильное растение, чем *A. cincta*), можно было бы ожидать, что ареал *A. cincta* должен быть смещен в сторону сухих внутриматериковых районов, в то время как ареал *A. dahurica* — к побережью. Наблюдается же как раз обратное. Следует предположить, что ареалы этих видов сформировались в условиях, существенно отличающихся от современных, и что *A. dahurica* в Забайкалье представляет собой реликт более влажного и теплого периода.

A. maximowiczii, по всей видимости, в настоящее время расширяет свой ареал на север. У самой границы распространения этого вида (например, на хребте Яткиль-Ямкан в бассейне среднего течения Амгуни) можно наблюдать, что он массово встречается от долин до подгольцовых зарослей кедрового стланика, причем даже в подгольцовом поясе растение нормально цветет. В сходных условиях в окрестностях Аяна на Охотском побережье и на п-ове Шмидта (северный Сахалин) *A. maximowiczii* не встречается.

Как известно, от Приморья, через Приамурье к Забайкалью падает число неморальных видов маньчжурской флористической области, причем происходит это весьма постепенно. Лучше прослежено это явление для древесных и кустарниковых растений и лиан, северные границы большинства из них в настоящее время уже установлены. Эти границы имеют большое ботанико-географическое значение, так как в лесной стране, каковой и является весь юг нашего Дальнего Востока, только они образуют основные растительные формации. Значительная группа древесных видов не выходит за пределы южного Приморья (*Abies holophylla*, *Carpinus cordata*, *Acer pseudosieboldianum*, *Actinidia arguta* и др.). Важным рубежом является Малый Хинган (Буреинский хребет) — предел распространения на север *Pinus koraiensis*, *Aralia mandshurica*, *Acer tegmentosum*, *Philadelphus tenuifolius*, *Tilia mandshurica*, *Acanthopanax sessiliflorum* и некоторых других видов. *Acer ukurunduense* переходит Бурею, но не достигает Зеи, в долине которой лежат границы *Phellodendron amurense*, *Acer ginnala*, *A. mono*, *Fraxinus mandshurica* и др. На Большом Хингане исчезают *Tilia amurensis* и *Quercus mongolica*. Виды *Ulmus*, *Lespedeza bicolor*, *Securinega suffruticosa* и некоторые другие заходят в восточное Забайкалье. Соответствующие примеры можно найти и среди травянистых растений, но для видов *Angelica* характерны лишь два крайних типа: одна группа исчезает уже в южном Приморье, все остальные в своем распространении

доходят до границ Забайкалья или проникают в его восточную часть (до Яблонового хребта).

Исходные местообитания большинства континентальных видов *Angelica* — пойменные уремы (долинные широколиственные леса), насыщенные большим количеством третичных реликтов. Здесь встречаются *A. dahurica*, *A. cincta*, *A. grosseserrata*, *A. miqueliana*, *A. anomala*, *A. decursiva*, *A. czernaevia*, *A. maximowiczii*. Даже виды, в настоящее время более обычные в других сообществах, например в дубняках или на лугах, не потеряли ценотической связи с пойменными широколиственными лесами. Хорошим примером может служить *A. cincta*, одно из наиболее массовых зонтичных Приморья и Приамурья. То же можно сказать и об *A. czernaevia*, которая в поймах представлена особой формой с опушенными снизу по жилкам листьями — *A. czernaevia* f. *flaccida* (Kom.) m. comb. n. (*A. flaccida* Kom. 1901, Тр. СПб. бот. сада, 18 : 430), отличной от неопушенной, более узколистной формы дубняков и производных от них формаций.

Совпадение границ распространения многих видов *Angelica* с границами маньчжурской флористической области и приуроченность большинства из них к одной из древнейших ее формаций позволяет рассматривать эту область как один из важнейших центров дифференциации рода. Установление родственных систематических связей местных видов рода с другими видами Восточной Азии, и особенно Западного и Юго-Западного Китая, должно послужить уточнению наших представлений об истории их флоры и вместе с тем об истории и филогении рода *Angelica*.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Ворошилов В. Н. (1960). Новые находки во флоре Дальнего Востока и описание новых видов растений. Бюлл. ГБС, 38. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Гагнидзе Р. И. (1961). Заметка об *Angelica tatianae* E. Bordz. Заметки по сист. и географ. раст. Тбилисск. бот. инст., 22. — Горовой П. Г. (1966). Зонтичные Приморья и Приамурья. — Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. бот. сада, 39, 1. — (Максимович К. И.) Maximowicz C. J. (1887). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. VI. Bull. Acad. Sci. St., Ptsb., 31.— Пименов М. Г. (1964). Интересные флористические находки на крайнем севере Сахалина. Бот. журн., 2. — Пименов М. Г. (1965а). О видах секции *Coelopleurum* (DC.) M. Pimen. рода *Angelica* L. Новости сист. высш. раст. — Пименов М. Г. (1965б). *Angelica anomala* Ave-Lallem. на Дальнем Востоке. Новости сист. высш. раст. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири. — Сочава В. Б. (1945). Экологические типы реликтов маньчжурской флоры в связи с некоторыми палеогеографическими реконструкциями. ДАН СССР, 48, 9. — Тихомиров В. Н., М. Г. Пименов. (1963). Об идентичности *Angelica refracta* Fr. Schmidt и *A. genuflexa* Nutt. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 2. — Шишкин Б. К. (1951). Дудник — *Angelica* L. Флора СССР, 17. — Boissieu H. (1903). Les Ombellifères de Chine d'après les collections du Museum d'Histoire Naturelle de Paris. Bull. Herb. Boiss., 2, 3. — Dawson J. W. (1961). A revision of genus *Anisotome* (*Umbelliferae*). Univ. Calif. Publs Bot., 33. — Dawson J. W. (1967). The New Zealand species of *Gingidium* (*Umbelliferae*). N. Z. Journ. Bot., 5, 1. — Diels L. (1901). Flora von Central China. Bot. Jahrb., 29. — Diels L. (1905). Beiträge zur Flora der Tsin Ling Shan und andere Zusätze zur Flora von Central China. Bot. Jahrb., 36, Beiblatt, 82. — Diels L. (1913). Untersuchungen zur Pflanzengeographie von West China. Bot. Jahrb., 49. — Franchet M. (1884). Plantae Davidianae ex Sinarum Imperio. Premiere partie, plantes de Mongolie, du nord et du centre de la Chine. — Handel-Mazzetti H. (1936). Symbolae sinicae. VI. — Hiroe M. (1950). On *Angelica genuflexa* Nutt. Acta phytotaxon. et geobot., 12, 4. — Hiroe M. (1958). *Umbelliferae* of Asia (excluding Japan). I. — Hiroe M., L. Constance. (1958). *Umbelliferae* of Japan. Univ. Calif. Publ. Bot., 30, 1. — Hultén E. (1928). On the american element in the flora of eastern Siberia. Svensk. Bot. Tidskr., 22, 1—2. — Hultén E. (1930). Flora of Kamtschatka and the adjacent islands. III. Kungl Sv. Vet. Akad. Handl.. ser. 3, 7. — Hultén E. (1950). Atlas of distribution of vascular plants in N.-W. Europe. — Hultén E. (1960). Flora of the Aleutian islands. Flora et veget. mundi, 1. — Kitagawa M. (1935). *Ostericum* and *Angelica* from Manchuria and Korea. Journ. Jap. Bot., 12, 4—5. — Kitagawa M. (1960). Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 5. — Kung Hsien-wu, Wang Tso-pin. (1934). The flowering plants of Hsiao-Wu-Tai-Shan. Cont. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiking,

2, 8. — M a t h i a s M. E. (1965). Distribution patterns of certain *Umbelliferae*. Ann. Missouri Bot. Gard., 52, 3. — M a t u d a E. (1957). Les Umbelliferes del valle de Mexico y ses alrederes. Ann. Inst. Biol. (México), 42. — S t e w a r d A. N. (1958). Manual of vascular plants of lower Jantze valley, China. Corvallis (Oregon). — S u n g W a n - c h i n, C h u Z h a o - y i, C h e n g C h i n g - y u n g. (1965). A preliminary study of the botanical origin of the chinese drug Pai-chih. Acta Pharm. Sinica, 12, 7. — W a n g C h i - w u. (1961). The forests of China with a survey of grassland and desert vegetation.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных растений, Московская область.

(Получено 4 VII 1966).

SUMMARY

The areas of the genus *Angelica* and of its twelve species occurring in the Soviet Far East are mapped. In their distribution the species of *Angelica* are mostly confined to humid regions with nemoral vegetation and flora. Most species are concentrated in the part of Asia adjacent to the Pacific coast. Within the U. S. S. R. the Manchurian floristic region (according to V. L. Komarov) can be regarded as the most important centre of speciation in the genus *Angelica*.

УДК 633.879.941 : 582

В. В. Седов, Ю. Д. Сосков и С. К. Кабулов

ЗНАЧИМОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *CALLIGONUM* L.

V. V. SEDOV, U. D. SOSKOV AND S. K. KABULOV. THE SIGNIFICANCE OF CERTAIN CHARACTERS IN THE TAXONOMY OF THE GENUS *CALLIGONUM* L.

По общему мнению ботаников, род жузгун — *Calligonum* L., особенно широко распространенный в пустынных районах Средней Азии и Казахстана, является одной из нерешенных загадок современной таксономии. До настоящего времени систематика этого рода в значительной мере условна (Литвинов, 1913; Павлов, 1936; Базилевская, 1955). До сих пор нет точных сведений о количестве видов, которые могут быть выделены в роде. В свое время Д. И. Литвинов (1913), публикуя результаты обработки коллекции плодов, присланных Н. В. Андросовым, озаглавил свою работу «Новые формы (а не «виды»! — *В. С.*, *Ю. С.* и *С. К.*) *Calligonum* из Туркестана». Тем самым Литвинов поставил вопрос о таксономическом ранге описываемых им новых видов.

Исследователями рода описываются все новые и новые виды (Mattei, 1925; Лозина-Лозинская, 1927; Павлов, 1933; Дробов, 1941; Ткаченко, 1954; Бондаренко, 1959; Годвинский, 1961; Ротов, 1964; Годвинский и Нардина, 1965). К настоящему времени в одной только Средней Азии описано 120 видов *Calligonum*. Последние авторы, особенно В. П. Дробов (1941, 1953), довели морфологическое описание плодов до мельчайших деталей, но определять виды жузгунов стало не легче. Из-за непригодных для определения ключей жузгуны остаются до сего времени неизученными в химическом отношении. Работы же экологического направления ведутся преимущественно с несколькими видами, обитающими на разбитых песках Кара-Кумов. Есть вероятность, что во многих работах, выполненных на каракумских материалах, под названием *C. caput-medusae* Schrenk, опубликованы сведения по крайней мере о двух различных видах: *C. caput-medusae* Schrenk и *C. cancellatum* Mattei. Все эти факты указывают, что род *Calligonum* все еще мало изучен, и мы не знаем истинных границ его видов.

Предварительное изучение плодов на кустах жузгунов в природе показало, что у многих видов встречается различное сочетание морфологических признаков плода на одном кусте.

В настоящей статье мы приводим данные по изменчивости некоторых морфологических признаков плода в пределах одного куста у представителей секции *Pterococcus* (Pall.) Endl. Рассматриваемые признаки (см. таблицу) положены в основу различения видов как в описаниях, так и в ключах всех «флор». В этой работе мы не затрагиваем изменчивости признаков вида внутри популяции и тем более не касаемся экологии и ареала вида.

Рассматриваемые 11 образцов плодов относятся к 9 видам секции *Pterococcus* (Pall.) Endl. Виды *C. elegans* Drob., *C. leucocladum* (Schrenk) Bge., *C. patens* Litv. и *C. batiola* Litv. с серой корой старых ветвей, а остальные

Вариабильность некоторых таксономических признаков у видов секции *Pterococcus* (Pall.) Endl. рода *Calligonum* L. в пределах одного куста

Номер образца плодов п/п	Видовое название и номер гербарного образца	Количество плодов на кусте	Группы плодов по длине (в мм)	Распределение плодов по признакам (в штуках)																
				края крыльев сомкнуты по всей длине (орешек не виден)	края крыльев разомкнуты (орешек виден)				крылья в очертании			крылья наверху			края крыльев			выросты на крыльях		
					снизу	сверху	снизу и сверху	со всех сторон	округлые	яйцевидно-эллиптические	продолговато-эллиптические	без выемок	с выемками не на всех крыльях	с выемками на всех крыльях	цельные или почти цельные	зубчатые	удвоенно-зубчатые	совсем отсутствуют	слабо выражены	хорошо выражены
1	*Calligonum elegans* Drob., № 822-3а	724	7—9	25	—	—	—	—	—	25	—	—	—	25	25	—	—	25	—	—
			9—10.5	642	—	—	—	—	—	642	—	—	—	642	642	—	—	634	8	—
			10.5—12	57	—	—	—	—	—	57	—	—	—	57	57	—	—	57	—	—
2	*C. elegans* Drob., № 180	753	7—8	—	135	—	45	—	—	—	180	87	93	—	180	—	—	180	—	—
			8—10	201	267	—	27	—	—	495	—	249	246	—	495	—	—	495	—	—
			10—11	63	15	—	—	—	—	78	—	30	48	—	78	—	—	78	—	—
3	*C. leucocladum* (Schrenk) Bge., № 216	304	9—11	61	—	—	—	—	—	61	—	—	4	57	—	61	—	58	3	—
			11—14	196	—	—	—	—	—	196	—	—	33	163	—	173	—	173	23	—
			14—15	47	—	—	—	—	—	47	—	—	6	41	—	47	—	35	12	—
4	*C. pseudohumile* Drob., № 871	723	7—9	—	—	—	—	95	—	—	95	95	—	—	95	—	—	95	—	—
			9—11	—	9	2	145	394	—	550	—	489	61	—	550	—	—	550	—	—
			11—12	—	7	3	57	11	—	78	—	55	23	—	78	—	—	69	9	—
5	*C. aphyllum* (Pall.) Guerke, № 833	508	10—12	54	5	7	5	8	—	79	—	26	53	—	—	79	—	79	—	—
			12—14	339	1	19	6	—	—	365	—	178	187	—	—	365	—	365	—	—
			14—17	64	—	—	—	—	—	64	—	37	27	—	—	64	—	64	—	—
6	*C. aphyllum* (Pall.) Guerke, № 837	873	10—13	24	3	9	6	—	—	42	—	27	15	—	42	—	—	42	—	—
			13—15	231	—	300	33	—	—	564	—	540	24	—	564	—	—	501	63	—
			15—17	114	—	153	—	—	—	267	—	267	—	—	267	—	—	117	150	—
7	*C. alatum* Litv., № 891	595	8—11	—	—	—	28	86	114	—	—	114	—	—	114	—	—	114	—	—
			11—14	—	—	—	361	44	405	—	—	380	25	—	405	—	—	405	—	—
			14—17	—	—	—	76	—	76	—	—	67	9	—	76	—	—	76	—	—
8	*C. tenue* Pavl., № 836	1275	11—13	—	—	—	168	132	—	300	—	300	—	—	—	—	300	300	—	—
			13—15	—	123	—	684	—	—	807	—	759	48	—	—	—	807	807	—	—
			15—16.5	32	48	—	88	—	—	168	—	160	8	—	—	—	168	168	—	—
9	*C. commune* (Litv.) Mattei, № 831	669	13—15	12	12	75	45	3	—	147	—	147	—	—	—	—	147	147	—	—
			15—17	261	15	105	9	—	—	390	—	390	—	—	—	—	390	390	—	—
			17—19	120	—	12	—	—	—	132	—	132	—	—	—	—	132	132	—	—

виды с красно-бурой корой. Морфологический анализ видов *C. patens* и *C. batiola* не приводится в данной таблице, а только комментируется в тексте, поскольку плоды их характеризуются несколько иными признаками. Каждый из рассматриваемых образцов плодов был собран с одного куста.

С кустов собирались все плоды в фазе зрелости, за исключением *C. leucocladum*, у которого плоды были недозрелыми. Образцы представлены соответствующими гербарными листами, которые хранятся в гербариях Кара-Калпакского филиала АН Узбекской ССР в г. Нукусе и Института ботаники АН Таджикской ССР в г. Душанбе.

Образцы плодов собраны нами в следующих географических пунктах Средней Азии и Казахстана: № 1 — станция Саксаульская, чинк Алтын-Шокы-Су, 16 VI 1965, № 2 — Фергана, окрестности Ленинабада, 4 VI 1964, № 3 — окрестности Нукуса, 20 V 1964, №№ 4—9 — станция Майлибаш Среднеазиатской жел. дор., 18—19 VI 1965, № 10 — окрестности Нукуса, 20 VI 1964, № 11 — Южное Приаралье, Чимбайский район, 1 VII 1964.

Морфологический анализ плодов каждого образца проводился по трем размерам (мелкие, средние и крупные плоды), которыми представлены все виды секции *Pterococcus*. Размер «мелкий» соответствует примерно 8—10 мм, «средний» — 12—15 мм и «крупный» — 18—20 мм.

Согласно таблице, образцы 1—8 представлены на 64—89% (т. е. на 2/3) типичными, не отклоняющимися по размерам от нормы плодами. Переход от средней фракции плодов к крайним постепенный. Наибольшее постоянство в величине плода отмечено в образце № 1 мелкоплодного вида *C. elegans*, с крыльями по краям везде сомкнутыми (образец с северной окраины ареала вида). У крупноплодного вида *C. commune* (Litv.) Mattei (образец 9) самой многочисленной оказалась фракция с размерами плодов 15—17 мм; это показывает, что признаки данного образца этого вида являются переходными к *C. borszczovii* Litv., у которого плоды среднего размера. У плодов *C. patens* и *C. batiola* (в таблице отсутствуют) такой четкой дифференциации по размерам плода еще не произошло.

Наиболее интересные результаты дал анализ плодов по степени сомкнутости крыльев. Как известно, В. П. Дробовым (1941, 1953) описан ряд новых видов из Ферганы, в основном из местечка Гумхана. Это *C. elegans* Drob., *C. margelanicum* Drob., *C. integrum* Drob., *C. parvulum* Drob. и *C. cordipterum* Drob. Все они из группы мелкоплодных видов. Отличия между ними сводятся в основном к различной степени сомкнутости крыльев. Так, *C. elegans* и *C. margelanicum* с сомкнутыми по всей длине крыльями, но у первого вида крылья наверху без выемки, оттянутые и закрученные; у *C. integrum* крылья сомкнуты везде, кроме нижней части, а у *C. parvulum* крылья сомкнуты только в середине, с концов же разомкнуты.

Все плоды образца № 1 (*C. elegans*), собранные с окраины ареала, имеют сомкнутые со всех сторон крылья (см. таблицу). Образец же № 2 из Ферганы (*C. elegans*) имеет 3 типа плодов (см. таблицу): с сомкнутыми крыльями (264 плода), с разомкнутыми снизу (417) и с разомкнутыми с нижней и верхней стороны (72 плода). Согласно «Флоре Узбекистана» (Дробов, 1953), плоды этого образца следовало бы отнести к трем видам — *C. intergrum*, *C. elegans* и частично к *C. parvulum*. Непостоянство этого признака прослеживается в большинстве случаев и по другим образцам видов со «средними» плодами — группы видов «*C. leucocladum*» с серой корой и группы «*C. aphyllum*» с красно-бурой корой.

Весьма примечательно, что во всех полиморфных образцах прослеживается определенная закономерность: случаи несомкнутости крыльев наблюдаются чаще всего в мелкой фракции образца, а сомкнутости крыльев — в крупной фракции.

Форма крыльев в пределах одного куста является в большинстве случаев довольно константным признаком. В мелких фракциях образца наряду

с увеличением разомкнутости крыльев наблюдается тенденция к их удлинению (см. таблицу, образцы 2, 4).

В систематике жузгунов при описаниях видов секции *Pterococcus*, да и в ключах (Павлов, 1936; Дробов, 1953, и др.) обычно отмечают выемки у крыльев «снизу» или «при основании» и «сверху». Как видно из таблицы, этот признак непостоянен у плодов в пределах одного куста. Если большая часть плодов в образце с крыльями без выемок, то часто в нем присутствует значительное число плодов (см. таблицу, образцы 2, 4, 5, 6) с выемками не на всех крыльях. Правда, в таких образцах нет плодов с выемками на всех крыльях. И другой случай: если большая часть плодов в образце с выемками на всех крыльях, то какая-то часть их имеет выемки не на всех крыльях и совсем нет плодов без выемок (см. таблицу, образец 3).

Края крыльев плодов у жузгунов бывают цельными (редко) или почти цельными (часто), зубчатыми (часто) и удвоеннозубчатыми (редко). Этот признак, из рассматриваемых в таблице, самый выдержанный в пределах одного куста. В систематике жузгунов он считается «видовым», так как сочетается с выступающими жилками крыльев и некоторой их прозрачностью (сравните, например, *C. aphyllum* [Pall.] Guerke и *C. borszczovii* Litv.)

Выросты на крыльях в секции *Pterococcus* короткие, от щетиновидных до пластинчатых. Этот признак также кладется в основу различения видов. Он более постоянен у видов, представленных в таблице, и изменчив у *C. patens* и *C. batiola*. В крупных фракциях плодов (см. таблицу) выросты на крыльях обычно хорошо выражены, в мелких же фракциях у части плодов они могут отсутствовать.

Виды *C. patens* и *C. batiola* объединяет признак сращенности половинок крыла, у первого вида только снизу, а у второго с обеих сторон, отчего крылья получаются лодочковидные. У 10% плодов *C. patens* крылья в нижней части с несросшимися половинками (образец № 10); у *C. batiola* 44% плодов (образец № 11) с крыльями не лодочковидными, а прямоугольными, т. е. не сросшимися с обеих сторон половинками крыльев. У мелкой фракции плодов последнего образца ширина крыльев в верхней части равна длине орешка. В месте прикрепления к орешку ширина крыльев еще меньше, так что орешек оголен. Но у средней фракции образца и тем более у крупной крылья в верхней части длиннее орешка. Орешек в этих фракциях уже менее оголен.

Такова картина изменчивости некоторых признаков в пределах одного куста у рассмотренных видов секции *Pterococcus*. Отметим также, что образцы плодов № 9, 10 и 11, согласно существующим критериям вида в роде *Calligonum*, следовало бы отнести к новым видам, но мы от этого воздерживаемся.

В результате наблюдений в природе и морфологического анализа плодов секции *Pterococcus* Endl. рода *Calligonum* L. в пределах одного куста намечаются следующие выводы.

1. Степень сомкнутости крыльев, наличие или отсутствие выемок на них не могут быть положены в основу различения видов.
2. В пределах одного куста форма крыльев, характер зубчатости края крыла и общий облик плодов — довольно постоянные признаки.
3. Морфологию плодов лучше всего изучать в естественных популяциях.
4. Границы видов *Calligonum* могут быть установлены только эколого-географо-морфологическим методом.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевская Н. А. (1955). Род *Calligonum* и направление эволюции его видов. Тр. Репетекск. песчано-пустын. станц. АН ТуркмССР, III. — Бондаренко О. Н. (1959). Новый вид *Calligonum* из Кара-Калпакии. Бот. матер. Герб. Инст. бот. АН УзССР, XV. — Годвинский М. И. (1961). Новые виды рода *Calligonum* L. из Казахстана. Матер. к флоре и растит. Казахстана, XI. — Годвинский М. И. и Н. С. Нардина. (1965). Новые виды жузгунов из Каракумов. Бот. матер. Герб. Инст. бот. АН Казахск. ССР, 3. — Дробов В. П. (1941). Новые виды родов *Salix* L. и *Calligonum* L. Бот. матер. Герб. Бот. инст. Узб. ФАН СССР, III. — Дробов В. П. (1953). Род. *Calligonum* L. — Кандым. Флора Узбекистана, II. — Литвинов Д. И. (1913). Новые формы *Calligonum* из Туркестана. Тр. Бот. муз. имп. Акад. наук, XI. — Лозина-Лозинская А. С. (1927). Род *Calligonum* в Монголии. Изв. Гл. бот. сада СССР, 26, 6. — (Павлов Н. В.) Pavlov N. V. (1933). Specierum et varietatum novarum generis Calligoni Florae Rossicae descriptiones. Fedde, Repert. spec. nov. Reg. veget., XXXIII. — Павлов Н. В. (1936). Род Жузгун — *Calligonum* L. Флора СССР, V. — Ротов Р. А. (1964). Новый вид каллигонума из Репетека. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 53. — Ткаченко В. И. (1954). Новый вид джузгуна в Киргизии (Узунахматский хребет). Тр. Инст. бот. и растениевод. Киргизск. ФАН СССР, I (V). — Mattei G. E. (1925), Study sopra alcune specie asiatische di *Calligonum*. Boll. Orto Bot. Univ. Messina : 1—40.

Кара-Калпакский филиал
Академии наук Узбекской ССР,
г. Нукус
и
Ботанический институт
Академии наук Таджикской ССР,
г. Душанбе.

(Получено 14 X 1966).

SUMMARY

The article deals with the variation (within one shrub) of some taxonomic fruit characters in several species belonging to the section *Pterococcus* (Pall.) Endl. of the genus *Calligonum* L. Such characters as the extent of the junction of the wings, the presence or absence of excisions on them, are very variable and can not serve as the main distinguishing features between species, if the ecology and distribution of these species be not taken into consideration. On the other hand the shape of the wings, the character of indentation of the wing edge, the general appearance of fruits are fairly constant characters, but this is not a proof of their rank of specific characters.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 575.2 : 581.48 : 582.669.2

В. И. Кожанчиков

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ КЛИНАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ (НА ПРИМЕРЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *CARYOPHYLLACEAE*)

С 6 рисунками и 1 таблицей рисунков

V. I. KOZHANCHIKOV. THE METHOD OF INVESTIGATION OF THE CLINAL VARIATION (AS ILLUSTRATED BY THE EXAMPLE OF THE MORPHOLOGICAL SEED CHARACTERS IN THE FAMILY *CARYOPHYLLACEAE*)

Изучение клинальной изменчивости у растений получило довольно широкое отражение в литературе (Синская и Бестужева, 1931; Hedberg, 1961 г.; Lloyd, 1965, и др.). Однако приемы, применявшиеся этими авторами, помогавшие выявить наличие клинальной изменчивости у тех или иных видов растений, не давали возможности проследить взаимоотношения между отдельными популяциями в пределах одной клины или между популяциями, относящимися к различным клинам. Так, например, в работе Е. Н. Синской и А. А. Бестужевой (1931) дается подробный анализ изменчивости различных морфологических признаков у видов рода *Camelina*, встречающихся в европейской части СССР. В результате проведенного анализа авторам удалось выделить серию клин по различным морфологическим признакам: длине семени, длине створок плода, коэффициенту парусности семян и др. Общее направление изменчивости в пределах этих клин совпадает, и вся клина вытянута с юго-юго-востока на северо-запад европейской части СССР. Однако в проводившихся исследованиях невозможно выяснить взаимоотношения отдельной популяции с остальными анализированными популяциями в пределах исследуемого вида.

Это оказалось возможным сделать посредством примененного автором способа выражения взаимоотношений между отдельными анализированными популяциями. При исследовании географической изменчивости у семян представителей сем. *Caryophyllaceae* было замечено наличие значительных колебаний в размерах в зависимости от географического происхождения того или иного образца. Для выяснения закономерностей варьирования был произведен анализ семян из каждой популяции в отдельности, а в дальнейшем — сопоставление полученных результатов между собой.

При исследованиях семян каждой популяции определялись: среднее значение ($м$) их длины, ширины и толщины; среднее квадратическое отклонение (σ) по каждому признаку и ошибка средней ($m_м$). В дальнейшем определялась достоверность или недостоверность различий каждой популяции от остальных исследуемых с помощью критерия t (на 5% уровне). Результаты этих расчетов выписывались в таблицы по каждому признаку отдельно. Затем для каждой из исследуемых популяций указывались те различия между ними, которые по данному признаку недостоверны. Из этих данных для дальнейшего анализа отбирались популяции, различающиеся недостоверно друг от друга по всем трем признакам (длине, ширине и толщине), вместе взятым. Сходные популяции соединяются между собой линиями, и таким образом облегчается анализ различий между отдельными популяциями того или иного вида в пределах исследуемой территории или по всему ареалу в целом.

Подобный анализ проводился для следующих видов: *Stellaria media* (L.) Cyr., *S. diffusa* Willd., *Arenaria serpyllifolia* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Spergularia marginata* (DC.) Kitt., *S. salina* J. et C. Presl и *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br. Полученные результаты показывают наличие определенных закономерностей во взаимоотношениях между признаками семян, взятых из различных популяций.

Наибольший интерес из изученных видов в этом отношении представляют *Spergularia marginata* (рис. 1) и *S. salina* (рис. 2). Рассмотрение полученных результатов

целесообразно начать с анализа связей между популяциями у *S. salina* (рис. 3), имеющей большее число клин и дающей более полную картину их взаимоотношений. По техническим причинам оказалось невозможным показать связи между всеми исследованными популяциями. На приводимом рисунке изображены взаимоотношения лишь некоторых популяций, имеющих наибольшее значение для последующего анализа.

На основании анализа связей, изображенных на рис. 4, можно выделить пять клин: *1* — джунгарскую, *2* — скандинавскую, *3* — средиземноморскую, *4* — среднеазиатскую и *5* — дальневосточную. Каждая из перечисленных клин характеризуется своим морфологическим типом семян. При этом необходимо отметить, что если в пределах

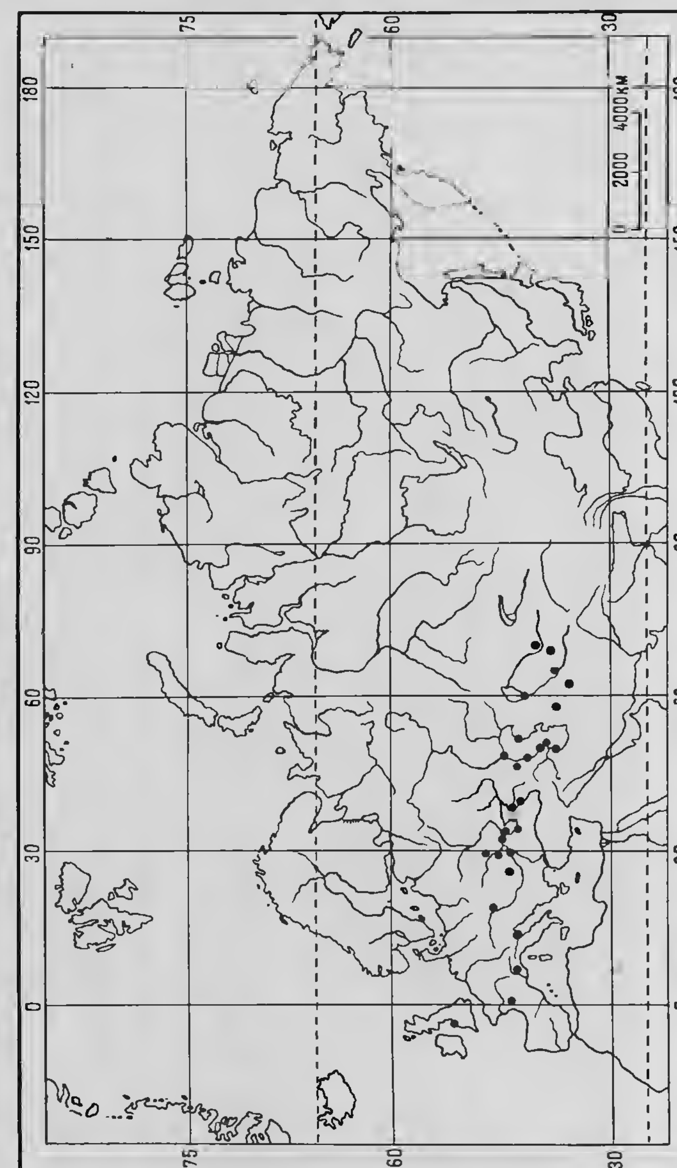


Рис. 1. Местонахождения исследованных популяций *Spergularia marginata* (DC.) Kitt.

каждой клины семена из различных популяций могут быть очень сходны между собой, то семена, взятые из различных клин, могут значительно различаться по внешнему виду. Связь же между различными клинами может осуществляться через одну или несколько популяций. В некоторых случаях прямой связи может не быть вообще. Подобные случаи довольно редки и показывают либо на недостаточность анализированного материала, либо на резкие морфологические изменения, происшедшие у растений, относящихся к одному виду.

Рассмотрим каждый из морфологических типов семян *Spergularia salina* в отдельности.

Семена *S. salina*, относящиеся к джунгарскому типу (см. таблицу, *1а*, *1б*), характеризуются относительно небольшими размерами (0.3—0.5×0.5—0.65×0.2—0.3 мм), гладкие или покрытые короткими морщинками. В пределах этого морфологического

типа встречаются семена двух подтипов: семена с окрылением (см. таблицу, *1а*) и лишенные его (см. таблицу, *1б*). У большинства семян, лишенных окрыления, на спинке имеется узкий полупрозрачный вырост, соответствующий крылу у семян, обладающих окрылением. Цвет семян темно-коричневый.

Скандинавский тип (см. таблицу, *2*) характеризуется очень крупными семенами (0.55—0.8×0.75—0.95×0.23—0.27 мм). Семена этого типа совершенно гладкие, имеют два подтипа: с окрылением (см. таблицу, *2а*) и без него (см. таблицу, *2б*). Окраска семян, как и у предыдущего типа, темно-коричневая.

Средиземноморский тип (см. таблицу, *3а*, *3б*), как и предыдущие два типа, имеет семена двух подтипов: с окрылением (см. таблицу, *3а*) и без него (см. таблицу, *3б*).

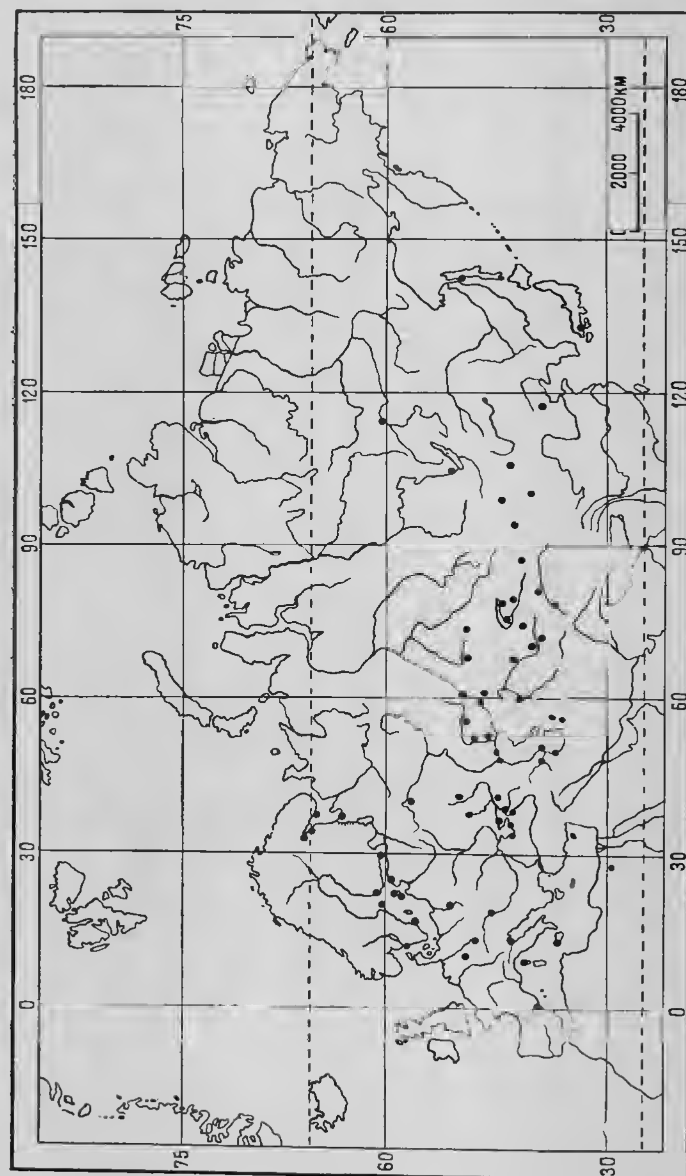


Рис. 2. Местонахождения исследованных популяций *Spergularia salina* J. et C. Presl.

Резким отличием семян этого типа от рассмотренных выше является то, что боковые поверхности их покрыты концентрическими рядами невысоких, туповатых бугорков. Размеры семян этого типа 0.4—0.6×0.5—0.7×0.2—0.25 мм. Окраска семян желтовато-коричневая.

Среднеазиатский тип (см. таблицу, *4*) имеет семена очень мелкие 0.4—0.6×0.5—0.7×0.18—0.22 мм, с окрылением (см. таблицу, *4а*) или без него (см. таблицу, *4б*), густо покрытые высокими бугорками со слегка расширенной верхней частью. Окраска семян желтовато-коричневая. Семена этого типа весьма сходны с предыдущим.

Дальневосточный тип (см. таблицу, *5*) характеризуется семенами 0.5—0.65×0.5—0.75×0.2—0.3 мм, имеющими два подтипа: семена с окрылением (см. таблицу, *5а*)

и без него (см. таблицу, *5б*). Поверхность у семян мелкоморщинистая или слабобугорчатая, окраска — темно-коричневая.

Взаимоотношения этих пяти морфологических типов семян показаны па рис. 4. По-видимому, исходным морфологическим типом семян *S. salina* является джунгарский, встречающийся в северо-западной части Китая и в западной и юго-западной частях Монголии. От этого типа семян существует постепенный переход к скандинавскому и средиземноморскому типам. Связь между ними осуществляется через популяции, обитающие в верховьях Ишима, Тобола и в среднем течении рек Урала и Волги. В области Средне-Русской возвышенности происходит разделение морфологических типов, относящееся по времени, возможно, к периоду максимального, рисского оле-

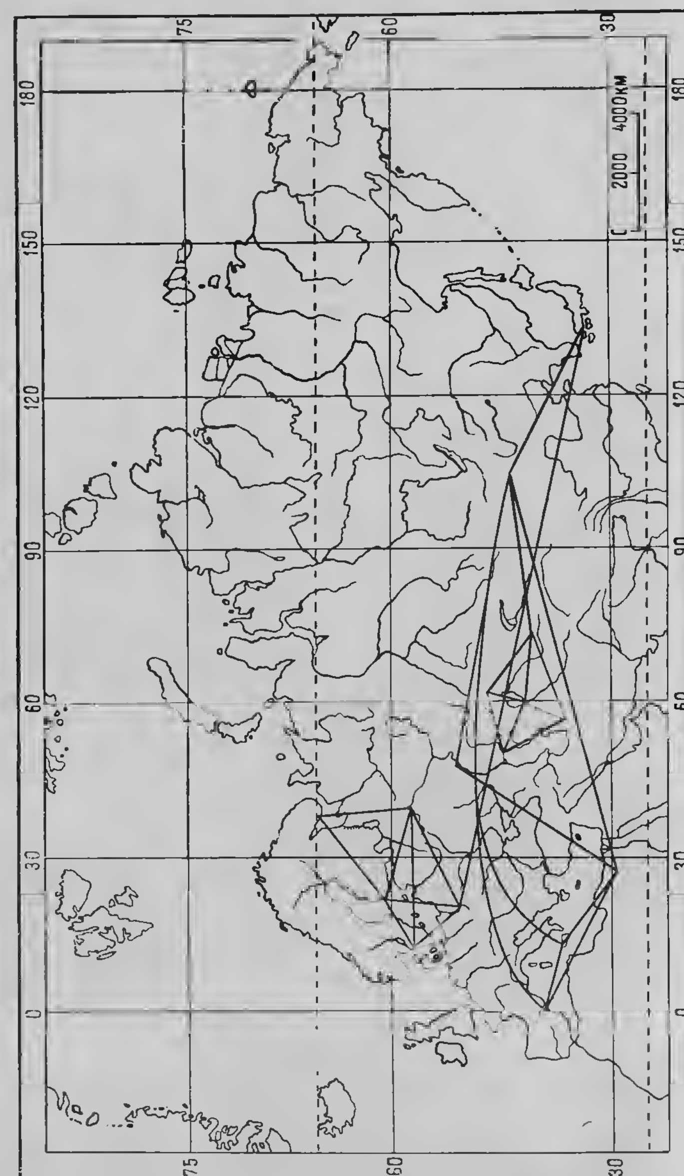
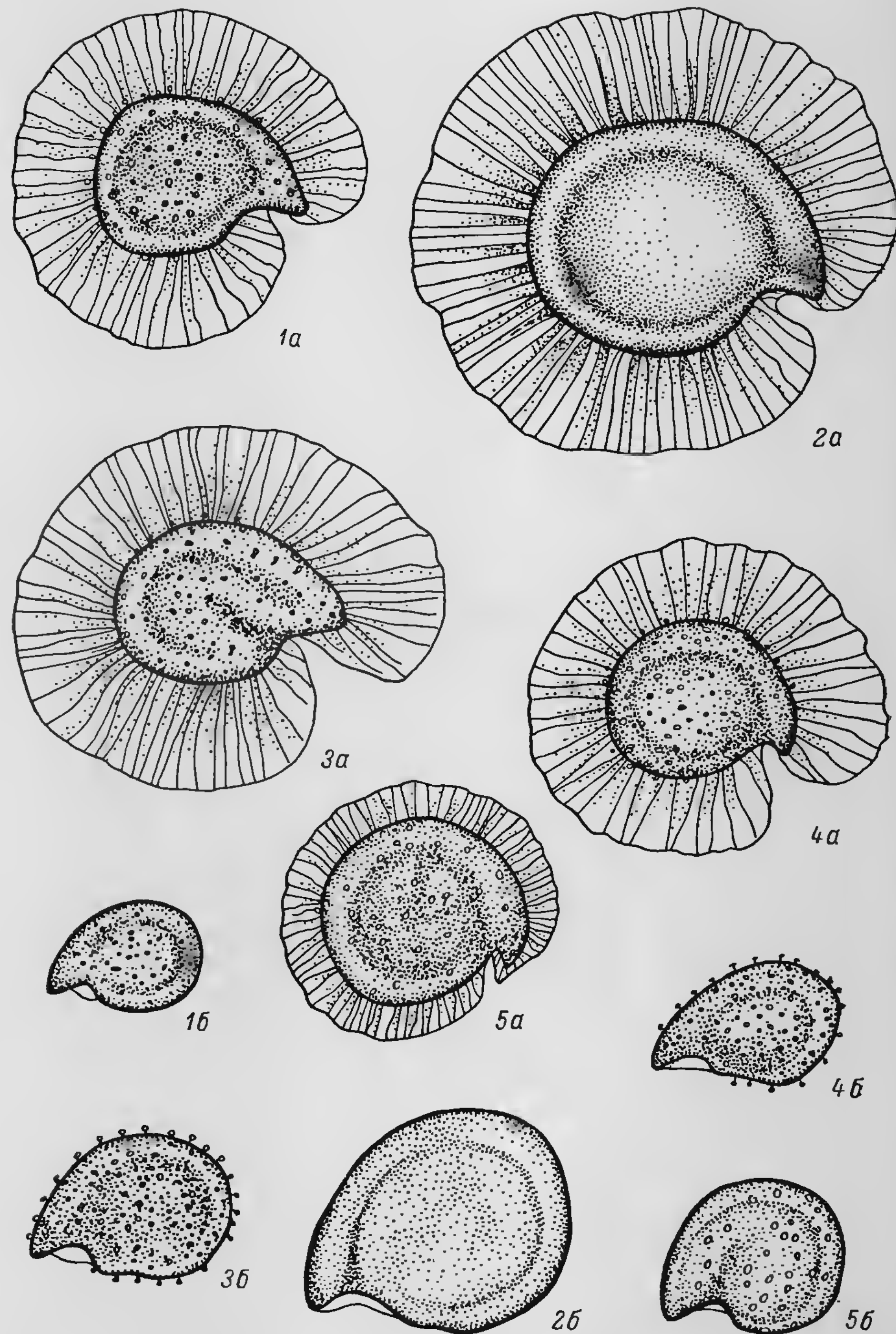


Рис. 3. Взаимоотношения между некоторыми популяциями у *Spergularia salina* J. et C. Presl.

денения. В этом отношении очень большой интерес представляют взаимоотношения популяций из Воронежской области (Каменная степь), с территории, покрывавшейся ледником, и из верховьев р. Оскол, с территории, расположенной вне зоны максимального оледенения (рис. 5). Между собой семена из этих популяций различаются достоверно по всем признакам, однако каждая из этих популяций в отдельности связана с другими анализированными популяциями. При этом интересно то, что воронежская популяция, обитающая на территории, покрывавшейся ледником, связана со скандинавским типом популяций не только по размерам, но и по морфологическому типу. Популяция же, обитающая в верховьях р. Оскол, по размерам и морфологическому типу занимает промежуточное положение между средиземноморским типом, с одной

Таблица



Морфологические типы семян *Spergularia salina* J. et C. Presl.

1 — джунгарский, *2* — скандинавский, *3* — средиземноморский, *4* — среднеазиатский и *5* — дальневосточный; все детали *а* — семена с окрылением, все *б* — без окрыления. (Увел. 40).

стороны, и джунгарским и среднеазиатским — с другой. Таким образом, взаимоотношения этих популяций с остальными дают основание предполагать, что возникновение скандинавского типа семян произошло на территории, покрывавшейся ледником. В дальнейшем *S. salina* с семенами такого типа стала продвигаться на северо-запад Европы, заселяя занимавшуюся ледником территорию. Южная часть популяций, обитающих на территории, не покрывавшейся оледенением, через крымские популяции связана со средиземноморским типом семян.

Подобные пары популяций имеются и среди анализированного западноевропейского материала. Они дают подобную, но значительно менее яркую картину взаимо-

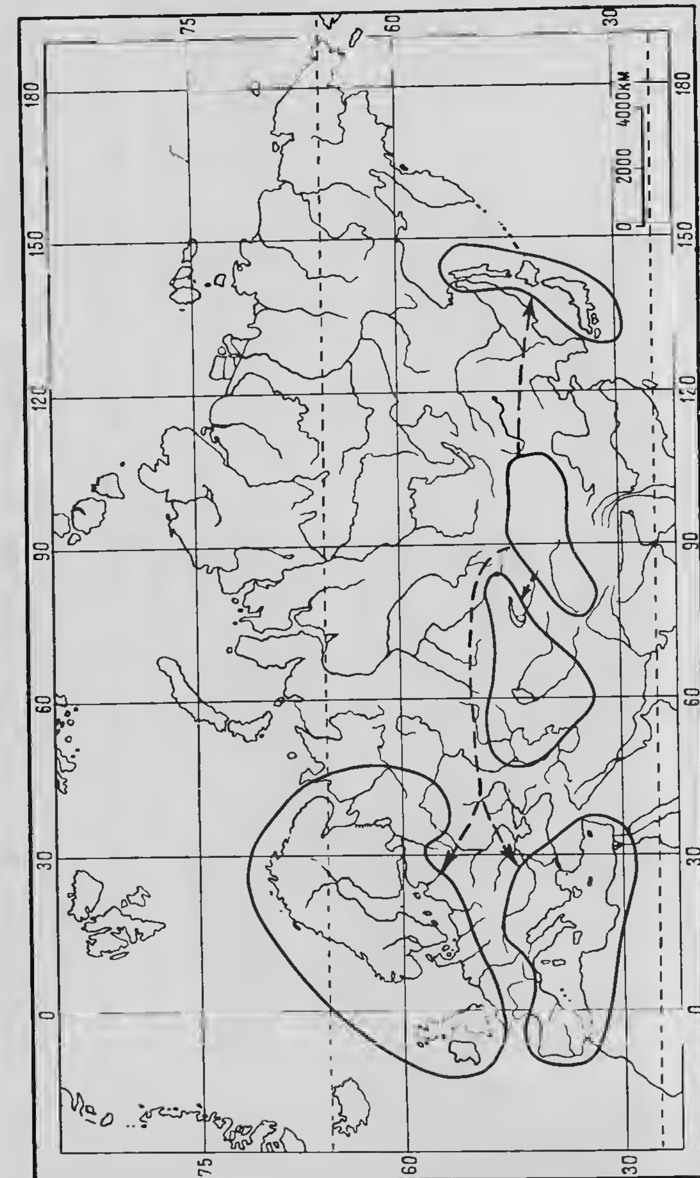


Рис. 4. Распространение морфологических типов семян у *Spergularia salina* J. et C. Presl.

Типы: джунгарский, скандинавский, средиземноморский, среднеазиатский и дальневосточный (пунктиром показано распространение переходных форм).

отношений между популяциями, обитающими на территории, покрывавшейся ледником, и с территории, расположенной вблизи его границ, но находившейся вне пределов максимального оледенения.

Скандинавский тип семян встречается в Англии, северной Франции, странах Скандинавского полуострова, на побережье Белого моря, на Северогерманской и Польской низменностях и в восточной Прибалтике, распространяясь на восток до Ярославля. Средиземноморский же тип семян распространен в Испании, Португалии, южной Франции, Италии, на Балканском полуострове, в Малой Азии, в Восточном Средиземноморье и в Северной Африке.

Среднеазиатский тип семян встречается в республиках Средней Азии, доходя на север приблизительно до 50° с. ш., захватывая Предкавказье, Прикаспийскую низменность и северный Иран.

Дальневосточный тип семян можно обнаружить у популяций, обитающих в Приморье, на о. Сахалин и в Японии. Необходимо отметить при этом, что существующая связь между дальневосточным и скандинавским типами по размерам семян является, по-видимому, результатом воздействия сходных климатических условий на растения, так как в морфологическом отношении эти семена, как уже отмечалось выше, выделяются в самостоятельный тип.

Рассмотрев взаимоотношения различных морфологических типов семян у *S. salina*, можно видеть, что подобная же картина характерна и для *S. marginata* (рис. 6) Однако в связи с тем, что этот вид имеет несколько меньший ареал, характер взаимоотношений между группами его популяций несколько иной. Здесь, как и у *S. salina*,

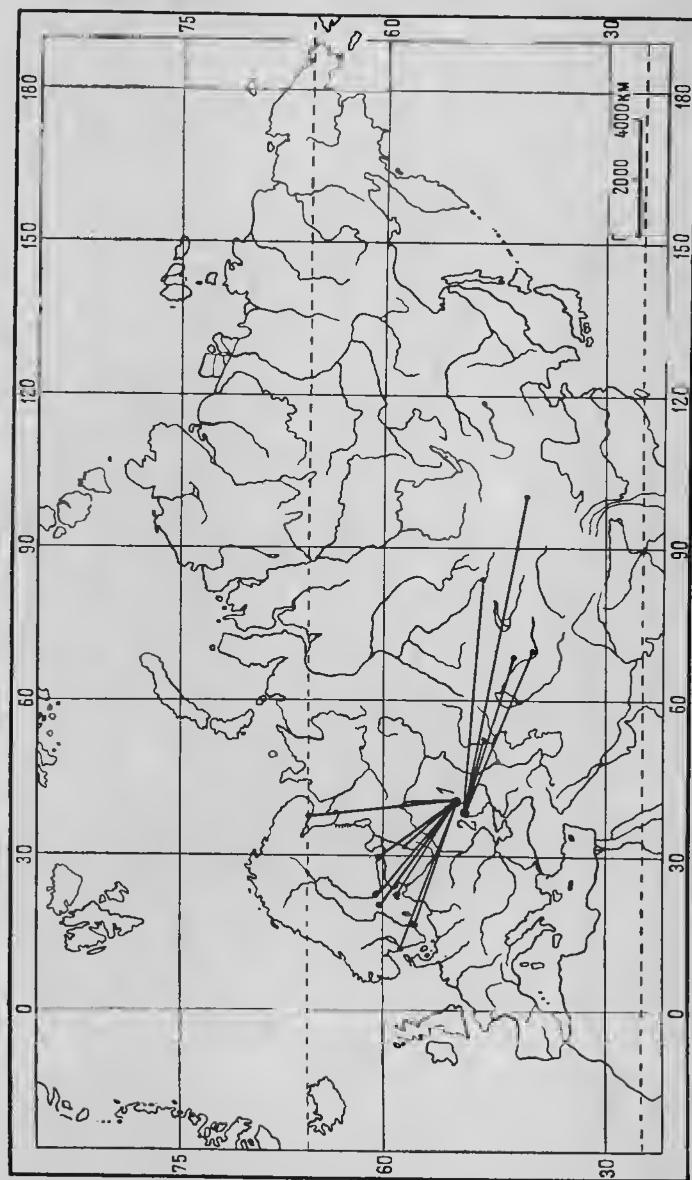


Рис. 5. Взаимоотношения между воронежской популяцией (*1*) и популяцией из верховьев р. Оскол (*2*) у *Spergularia salina* J. et C. Presl с остальными анализированными популяциями (на рисунке показаны взаимоотношения тех популяций, различия между которыми недостоверны).

имеется среднеазиатский морфологический тип, связанный со средиземноморским, с одной стороны, и со скандинавским — с другой.

Изучению морфологии семян этих видов посвящены работы Солсбери (Salisbury, 1958) и Коваля (Kowal, 1966). В работе Солсбери выясняется соотношение числа окрыленных и неокрыленных семян у *S. salina* и *S. marginata* у отдельных растений на различных субстратах в течение вегетационного периода. В результате проведенных исследований Солсбери удалось выявить следующую закономерность: образование окрыленных семян у *S. salina* наблюдается только в начале плодоношения, а затем все образующиеся семена лишены окрыления. У *S. marginata* неокрыленные семена появляются лишь к концу плодоношения. Солсбери объясняет это явление ухудшением питания всего растения к концу вегетационного периода. У *S. salina* же, по-видимому,

верхние семена в физиологическом отношении несколько ослаблены по сравнению с нижними, в связи с чем последние развивают окрыление, в то время как у верхних семян оно полностью отсутствует. Работа Коваля (1966) посвящена изучению морфологии семян рассматриваемых видов без учета клинальной изменчивости.

Данные, приводимые в работе Солсбери, представляют значительный интерес при рассмотрении клинальной изменчивости в пределах вида, в целом по ареалу. Однако, с точки зрения автора, кажется невозможным объяснить выявившиеся морфологические типы семян лишь за счет тех экологических и климатических условий, в которых обитает данная популяция. Есть все основания предполагать, что дальней-

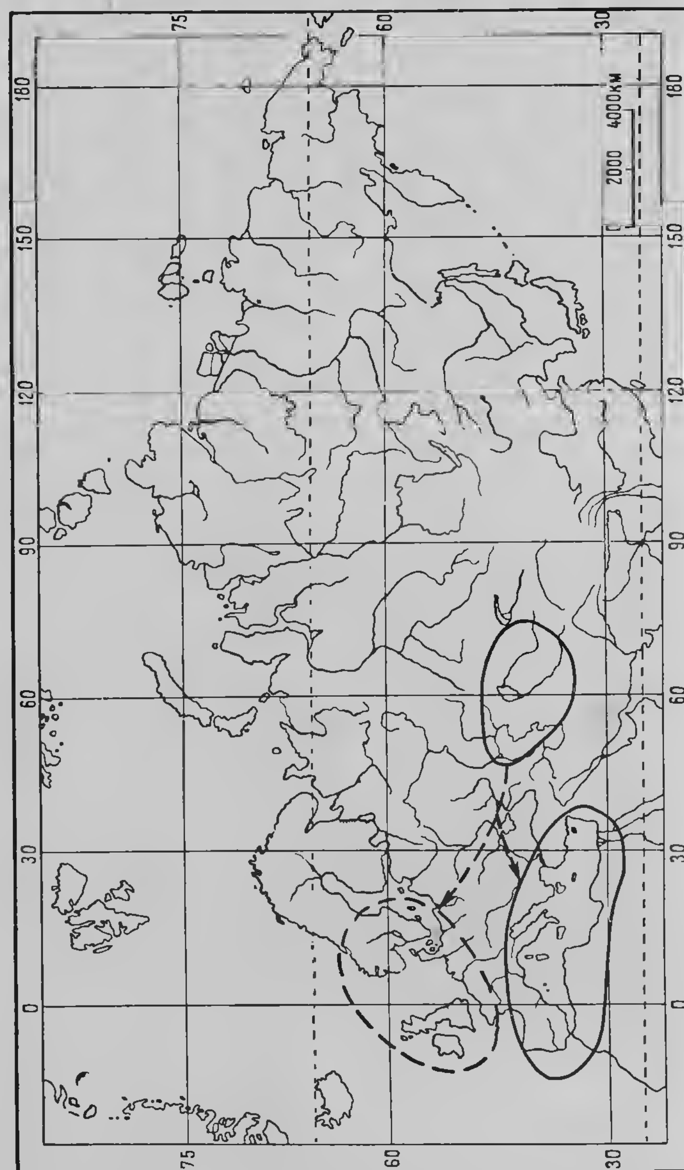


Рис. 6. Распространение морфологических типов семян у *Spergularia marginata* (DC.) Kitt. (пунктиром показано распределение переходных форм).

шее изучение популяций этих или каких-либо других видов с помощью разобранного выше метода не только на основе исследования семян, но и других морфологических признаков даст возможность выявить ряд закономерностей и в конечном итоге поможет выяснению путей миграций растений.

Таким образом, на основании проведенного анализа достоверностей различий размеров и других морфологических признаков семян представителей сем. *Caryophyllaceae* можно сделать следующие выводы:

1) анализ достоверностей различий морфологических признаков у семян дает возможность выделения отдельных клин, встречающихся на определенной территории;

2) анализ достоверностей различий отдельных признаков у семян помогает выявить связующие звенья между этими клинами, иногда весьма сильно различающимися друг от друга по внешнему виду;

3) детальный анализ морфологических типов семян позволяет выявить конвергенцию у семян, относящихся к различным группам, обусловленную воздействием сходных климатических условий;

4) применение рассмотренного метода для анализа взаимоотношений между популяциями по различным морфологическим признакам, возможно, позволит выявить пути миграций различных видов во время заселения ими тех или иных пространств суши.

В заключение автор приносит глубокую благодарность Ф. Х. Бахтееву, Н. А. Миняеву, А. И. Толмачеву и В. М. Шмидту за советы и помощь, оказанные при подготовке настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Синская Е. Н. и А. А. Бестужева. (1931). Формы рыжика (*Camelina sativa*) в их отношениях к климату, льну и человеку. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 25, 2 : 98—200. — Hedberg O. (1962). Modern taxonomic methods and the flora of tropical Africa. Compt. Rend. IV^{e} Réunion AETFAT : 265—278. — Kowal T. (1966). Studia systematyczna nad nasionami rodzajow *Delia* Dum., *Spergula* L. i *Spergularia* Presl. Monogr. Bot., XXI : 245—270. — Lloyd R. M. (1965). Clinal patterns in frond anatomy of *Polypodium*. Madroño, 18, 3 : 65—74. — Salisbury E. J. (1958). *Spergularia salina* and *Spergularia marginata* and their heteromorphic seeds. Kew Bul., 1 : 41—51.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 II 1968).

УДК 559.163.541.144.7/001.2 : 582.264

Н. С. Мамушина и И. А. Далецкая

ПРИМЕНЕНИЕ РАДИОАКТИВНОГО МЕТОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА ХЛОРЕЛЛЫ

С 3 рисунками

N. S. MAMUSHINA AND I. A. DALETZKAYA.

THE USE OF THE RADIOMETRIC METHOD FOR THE INVESTIGATION OF PHOTOSYNTHESIS IN *CHLORELLA*

Радиометрический метод дает большие возможности для изучения фотосинтеза. Исследование фотосинтеза одноклеточных водорослей с помощью изотопа C^{14} было начато в 50-е годы (Steemann-Nielsen, 1951; Calvin a. Massini, 1952; Brown и др., 1952). В зависимости от целей и задач исследования были разработаны различные способы введения C^{14} в суспензию водорослей. Стиман Нильсен (Steemann-Nielsen, 1951), впервые применивший изотоп C^{14} для измерения продуктивности морского фитопланктона, и вслед за ним С. И. Кузнецов (1955) и Ю. И. Сорокин (1959) вводили C^{14} в среду, содержащую фитопланктон, в виде карбоната натрия.

Одновременно изотоп C^{14} стал широко применяться в исследованиях метаболизма углерода. В лаборатории Кальвина (M. Calvin, г. Беркели, Калифорния) была создана специальная установка, в которой меченная по углероду углекислота подавалась в суспензию водорослей в газообразной форме; при этом концентрация CO_2, $C^{14}O_2$, O_2, а также pH среды и плотность суспензии автоматически контролировались и поддерживались на заданном уровне. Наряду с этим меченый углерод мог вводиться в среду и в виде $NaHC^{14}O_3$. Фиксация водорослей производилась кипящим 80%-м этанолом. Активность определялась после нанесения на металлический диск и выпаривания спиртового экстракта (Бассем и Кальвин, 1961; Bassham a. Kirk, 1964). В этих работах были получены относительные величины фотосинтеза, выраженные в имп./мин. на 1 г сухого или сырого веса на кубический сантиметр уплотненных клеток или на число клеток в 1 мл. И только одновременная регистрация поглощения CO_2 и $C^{14}O_2$ позволила произвести пересчет интенсивности фотосинтеза и выразить ее в общепринятых единицах — в миллиграммах CO_2 на грамм сухого веса.

В лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР был разработан и освоен радиометрический метод определения фотосинтеза у высших растений, позволяющий получать не относительные, а реальные величины фотосинтеза, выраженные в миллиграммах CO_2 на грамм сухого веса в час (Заленский и др., 1955). В настоящей статье рассматривается модификация этого метода для измерения фотосинтеза хлореллы. Введение изотопа C^{14} в суспензию осуществлялось в токе воздуха с меченой углекислотой $C^{14}O_2$ аналогично способу, применяемому для высших растений.

Вопрос о том, в каком виде предпочтительно используется хлореллой углерод из окружающей среды — в виде ионов HCO_3 или свободной CO_2, — до сих пор не имеет окончательного решения. Остерлинд (Österlind, 1951) считает, что *Chlorella pyrenoidosa*, в отличие от *Scenedesmus quadricauda*, не способна прямо усваивать ионы CO_3^{--}. Стиман Нильсен (Steemann-Nielsen, 1958) допускает возможность использования хлореллой ионов CO_3^{--} для фотосинтеза, но в очень небольшом количестве, объясняя это слабой проницаемостью ее клеток для ионов.

Исходя из сказанного выше наиболее рациональным представлялось введение углерода в суспензию хлореллы в газообразной форме. Использование свободной CO_2 в процессе фотосинтеза клетками хлореллы зависит от многих факторов: pH среды, температуры, буферности питательного раствора, т. е. от условий, влияющих на растворимость газообразной CO_2 в водной среде и установление ионного равновесия. В дальнейшем мы остановимся на некоторых особенностях использования радиометрического метода для измерения фотосинтеза хлореллы применительно к цели наших экспериментов — изучению зависимости фотосинтеза от температуры.

Первый вопрос, возникающий при использовании радиоактивного метода, — это выбор активности исходного препарата C^{14}. Основные принципы выбора приведены в книге В. Л. Вознесенского, О. В. Заленского и О. А. Семихатовой (1965). Как указывается авторами, количество радиоактивного углерода, которое надо ввести в объект исследования, определяется необходимостью получения в препарате фиксированного материала скорости счета порядка 100—1000 имп./мин.

Второе требование, предъявляемое методу, касается концентрации углекислоты и диктуется целями эксперимента. Задача наших исследований требует, чтобы фотосинтез достигал максимально возможной для данных условий интенсивности. Необходимым условием этого является создание насыщающей процесс фотосинтеза концентрации углекислоты. Для высших растений установлено, что при 1% концентрации CO_2 в газгольдере объемом 10 л и удельной активности $C^{14}O_2$, равной 0.5 mC/л CO_2, обеспечивается проведение 10—15 определений фотосинтеза. При этом концентрация CO_2 не падает ниже насыщающей для высших растений (0.3%), а радиоактивность препаратов исследуемого объекта соответствует требуемой величине.

У хлореллы величина насыщающей концентрации углекислого газа для фотосинтеза значительно меняется в зависимости от условий опыта, и прежде всего от плотности суспензии и интенсивности освещения. Возможные механизмы зависимости углекислотного насыщения фотосинтеза от разных факторов рассмотрены в работе Г. И. Мелешко и М. М. Красотченко (1965). Показав экспериментально зависимость уровня насыщения по углекислоте от плотности суспензии и интенсивности фотосинтеза, авторы пришли к выводу, что главным условием обеспечения клетки углекислотой является не только концентрация ее в подаваемом воздухе, но и количество углекислоты, растворенной в зоне среды, окружающей клетки. Последнее зависит от ряда физико-химических условий, влияющих на скорость газообмена между воздушной и жидкой фазами. Большую роль играет интенсивность фотосинтеза, которая определяет скорость поглощения углекислоты из слоя среды, окружающего клетку. При такой сложной зависимости обеспечения клеток углекислотой от указанных факторов нельзя ожидать, чтобы концентрация углекислоты в воздухе, насыщающая процесс фотосинтеза, оставалась постоянной в разных экспериментах; она имеет ограниченное значение — лишь для определенных условий. Именно этим объясняется то обстоятельство, что разные авторы приводят различные концентрации CO_2 как насыщающие процессы фотосинтеза и роста хлореллы: 0.05% (Steemann-Nielsen, 1958; Sorokin, 1962), 0.2—0.3% (Österlind, 1951; Steemann-Nielsen, 1958), 5% (Warburg и др., 1952; Tamiya, 1955). По данным В. Е. Семененко и др. (1965), насыщение роста хлореллы наступает при концентрации CO_2, равной 1.2—1.7% в условиях насыщающей интенсивности света и при скорости тока газообразной смеси 300 л/час на 1 л суспензии.

При решении вопроса, какой должна быть концентрация углекислоты в газгольдере, мы исходили из материалов Г. И. Горбачевой (лаборатория фотосинтеза Ботанического института АН СССР). По ее данным, разбавленная суспензия хлореллы (100 млн/мл) при насыщающей интенсивности света (40 тыс. лк) и pH среды 5.5 не снижает интенсивности фотосинтеза при изменении концентрации углекислоты от 2 до 0.8%. Поэтому для опытов с измерением фотосинтеза радиометрическим методом мы использовали 2%-ю концентрацию углекислоты с удельной активностью 0.9 mC/л CO_2. При объеме газгольдера 10 л можно сделать до 25 определений интенсивности фотосинтеза при насыщающей концентрации углекислоты.

Одним из важнейших моментов радиометрического метода является приготовление препаратов для подсчета радиоактивности из полученного в опыте материала. Для изготовления таких препаратов очень удобно использовать осаждение клеток хлореллы на бактериальном фильтре с помощью фильтровального устройства. Описание его можно найти в работе С. П. Целищева (1954).

В наших опытах мы применили более простую модификацию такого устройства. После экспозиции с меченой CO_2 небольшая часть суспензии переносится в цилиндр фильтровальной установки, и клетки осаждаются на мембранном ультрафильтре. Были использованы мембранные фильтры № 2, размер «пор» которых позволяет задержать на поверхности клетки хлореллы в то время, как питательная среда проходит через фильтр. Клетки, осевшие на фильтре, фиксируются в сушильном шкафу при 105°. На фильтр наносится небольшое количество суспензии; плотность ее не превышает 0.5 мг сухого вещества на 1 см² диска. Мы наносили на диск площадью 4 см² 2 мл суспензии плотностью 100 млн/мл; сухой вес ее составлял 2 мг. При этом достигается

равномерность и малая толщина слоя клеток на диске, что позволяет не учитывать величину самопоглощения препарата. Такая возможность подтверждена опытами, которые продемонстрировали, что общая радиоактивность возрастает прямо пропорционально увеличению толщины слоя клеток на фильтре (с возрастанием плотности суспензии). Данные этих опытов приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Зависимость величины радиоактивности от количества клеток на фильтре

Количество клеток на фильтре в млн	Активность в имп./мин.	Отношение количества клеток к величине активности
100	330	1 : 3.3
200	780	1 : 3.9
2000	6300	1 : 3.1
3000	11200	1 : 3.7
4000	13300	1 : 3.3
6000	18500	1 : 3.0
10 000	31400	1 : 3.1

Интенсивность фотосинтеза рассчитывалась по формуле, позволяющей перейти от относительной активности в имп./мин. к количеству миллиграмм CO_2 в час на грамм сухого веса (Заленский и др., 1955),

$$x = \frac{N}{10^4 \cdot a \cdot T \cdot s},$$

где N — число импульсов в минуту; a — удельная радиоактивность $C^{14}O_2$ в mC/л CO_2; 10^4 — коэффициент для данного счетчика; s — сухой вес в граммах; T — время экспозиции фотосинтеза в часах.

Поправка на самопоглощение препарата (к) в данном случае не вводилась ввиду указанных выше соображений.

Ниже приведен пример расчета интенсивности фотосинтеза для штамма 4 *Chlorella pyrenoidosa* (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Образец расчета интенсивности фотосинтеза

Время опыта в часах	Температура опыта (°C)	Номер диска	Количество суспензии в мл	Число имп./мин.	Фон	Число имп./мин. без фона	Среднее	Радиоактивность 10 мл суспензии	Сухой вес 10 мл суспензии (в г)	Удельная радиоактивность в mC/л CO_2	Интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/г сух. в./час
		1	1	$114 \cdot 16 : 4 = 456$	12	444	—	—	—	—	—
1/12	35	2	1	$110 \cdot 16 : 4 = 440$	12	428	431	4310	0.0068	0.91	$\frac{4310 \cdot 12}{10^4 \cdot 0.91 \cdot 1 \cdot 0.0067} = 844$
		3	1	$108 \cdot 16 : 4 = 432$	12	420	—	—	—	—	

Формула для расчета фотосинтеза по поглощению радиоактивной углекислоты выведена для высших растений, фотосинтетический газообмен которых протекает в воздушной среде. Условия фотосинтеза одноклеточных водорослей представляются более сложными из-за взаимодействия между жидкой питательной средой и углекислотой воздуха. В связи с этим необходимо доказать правомочность применения приведенной формулы для расчета интенсивности фотосинтеза одноклеточных водорослей. Это можно сделать двумя путями.

Во-первых, надо было проверить, сохраняются ли в водной среде предполагаемые формулой соотношения между основными меняющимися в опыте величинами: числом импульсов (N — радиоактивность материала в имп./мин.) и временем экспозиции фотосинтеза (T). По формуле между этими показателями существует прямая пропорциональная зависимость. Если в эксперименте при изменении времени отношение $\frac{N}{T}$ и интенсивность фотосинтеза будут оставаться постоянными, значит, формула верна и для наших условий измерения.

В табл. 3 приведены данные такого эксперимента.

ТАБЛИЦА 3

Зависимость интенсивности фотосинтеза от времени экспозиции

Время экспозиции в мин. (T)	Радиоактивность в имп./мин. (N)	$\frac{N}{T}$	Интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/г сух. в./час
5	200	40	440
15	635	42	455
30	1250	41	456
60	2470	41	450

Как видно, количество импульсов увеличивается прямо пропорционально времени, т. е. отношение $\frac{N}{T}$ и интенсивность фотосинтеза остаются постоянными.

Второй путь — измерить фотосинтез хлореллы не в жидкой, а в газовой среде при условиях, аналогичных условиям измерения фотосинтеза у высших растений. С этой целью клетки хлореллы предварительно осаждались на мембранный фильтр тонким слоем (200 млн клеток на площадь 4 см²). Фильтр с клетками помещали в плоскую камеру из органического стекла, внутри которой создавались условия высокой влажности. Камера закрывалась герметически и соединялась с газгольдером. Все условия измерения фотосинтеза были такими же, как при определении в жидкой среде. После экспозиции с $C^{14}O_2$ на свету клетки хлореллы на фильтрах фиксировались и подсчитывалась их активность.

Как видно из табл. 4, интенсивность фотосинтеза была одинаковой в жидкой и воздушной среде.

ТАБЛИЦА 4

Интенсивность фотосинтеза хлореллы в зависимости от условий определения

Среда	Температура опыта (в °C)	Активность 10 мл в имп./мин.	Интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/г сух. в./час
Жидкая	25	2000	500
	40	3010	790
Воздушная . . .	25	2140	540
	40	3220	815

Следовательно, в жидкой среде при наших условиях опыта не возникает никаких ограничений в снабжении клеток CO_2 по сравнению с воздушной. Совпадение результатов измерений фотосинтеза в жидкой и воздушной фазах подтверждает возможность использования для хлореллы того же способа расчета фотосинтеза, который предложен для высших растений.

Схема установки для измерения фотосинтеза представлена на рис. 1. Она состоит из газгольдера (*1*) — стеклянной бутылки емкостью 10 л, электронасоса (*2*), реометра (*3*) и сосудиков объемом 25 мл (*4*) для суспензии водорослей. Все части установки соединены резиновыми трубками в герметически замкнутую систему.

Сосудики с хлореллой помещаются в водяную ванну, в которой с помощью ультратермостата (тип И-8) поддерживается на постоянном уровне заданная температура. Газгольдер перед опытом заполняется смесью воздуха с 2% углекислоты удельной радиоактивности 0.9 mC/л CO_2. Способ зарядки газгольдеров и расчет необходимой удельной активности газа приведены в работе О. В. Заленского и др. (1955).

Движение воздуха в системе осуществляется с помощью электронасоса (побудитель расхода газов ПР-7). В суспензию водорослей воздух поступает по капиллярной трубке, вставленной в закрывающую сосудик резиновую пробку. Реометры, предварительно отградуированные, позволяют регулировать и поддерживать постоянной скорость воздуха в трех параллельно используемых сосудиках. Источником света служит лампа ДРЛ-500 вт.

Процедура опытов состояла в следующем: клетки хлореллы отделялись от культурального раствора, в котором они росли, центрифугированием (3000 об./мин.) и

ресуспендировались в свежей питательной среде с таким расчетом, чтобы плотность их составила 100 млн клеток/мл. Величина 100 млн клеток/мл была выбрана не случайно. Опыт предшествовавшей работы показал, что именно эта плотность суспензии является наиболее удобной. Не будучи слишком высокой, она позволяет легко создать оптимальные условия для фотосинтеза каждой клетки. Бесспорно, плотность суспензии может быть изменена экспериментатором в зависимости от цели работы.

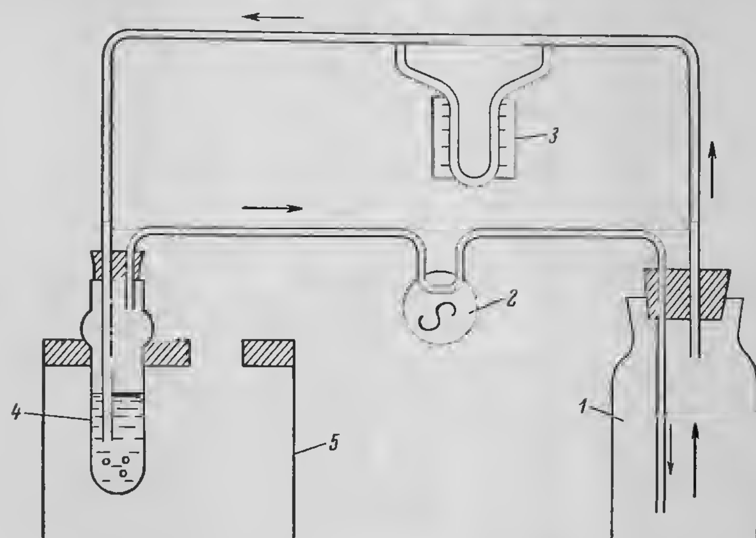


Рис. 1. Схема установки для измерения фотосинтеза хлореллы.

1 — газгольдер с меченой углекислотой; *2* — электронасос; *3* — реометр для измерения скорости тока воздуха; *4* — сосуд для суспензии хлореллы; *5* — водяная баня для термостатирования.

Оптимальные условия фотосинтеза при выбранной нами плотности суспензии были определены опытным путем. На рис. 2 представлена зависимость интенсивности фотосинтеза от скорости тока газовой смеси, обогащенной CO_2. Рис. 3 показывает изменение фотосинтеза с увеличением интенсивности света при трех температурах: 20, 30 и 38°. Как видно из рис. 3, насыщающая интенсивность света при данных условиях измерения составляет 40 тыс. лк. Перемешивание суспензии током воздуха со скоростью 10 л/час (на объем 6 мл) вполне достаточно для снабжения клеток углекислотой. Увеличение скорости продувания свыше 10 л/час не оказывало влияния на фотосинтез (рис. 2).

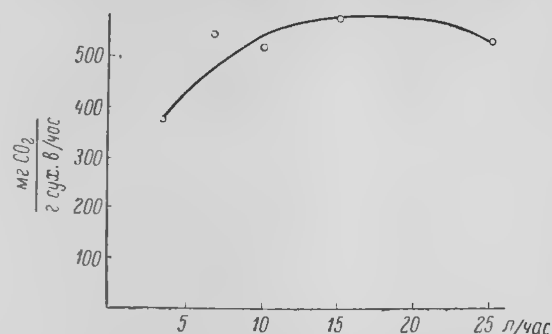


Рис. 2. Зависимость интенсивности фотосинтеза от скорости продувания газовой смеси, обогащенной CO_2 (при 20°).

На оси ординат — интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/г сух. в./час; *на оси абсцисс* — скорость тока воздуха в л/час.

Ресуспендированная в свежей питательной среде суспензия хлореллы в количестве 6 мл переносилась в сосудики. Предварительная экспозиция при заданной температуре составляла 20 мин. В течение этого времени суспензия перемешивалась воздухом с 1—1.5% немеченой CO_2, как при выращивании, и достигалось стабильное состояние фотосинтеза при данных условиях.

Затем сосудик присоединялся к газгольдеру, и с помощью насоса в суспензию поступал воздух с меченой углекислотой сначала 5 мин. в темноте, а затем 5 мин. на свету. Период темноты необходим для установления равновесия между питательной средой и меченой углекислотой. Темновая фиксация $C^{14}O_2$ была незначительной и составляла не более 10% от световой.

После экспозиции на свету сосудики быстро отключались от установки специальными зажимами, и суспензия переносилась на мембранные фильтры. Радиоактивность осевших и зафиксированных клеток подсчитывалась торцовым счетчиком.

Оценка величины ошибки. Каждый сосудик содержал 6 мл суспензии хлореллы, из которой получали 3 диска (по 2 мл суспензии на диск). Среднее

значение числа импульсов этих трех дисков служило для расчета интенсивности фотосинтеза.

Ошибка определений, полученная как отношение среднего отклонения к средней величине относительной активности, выраженной в имп./мин., равнялась 6—8%. Эта ошибка складывалась из ошибок последовательных и параллельных определений фотосинтеза. Ошибка одновременных определений в параллельно взятых сосудиках, включая ошибку при получении препаратов из одного и того же сосудика, составляла 4—5%. Ошибка последовательных определений фотосинтеза была 2—2.5%.

Рис. 3. Зависимость фотосинтеза от интенсивности освещения (температура определений 20, 30 и 38°).

На оси ординат — интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/г сух. в./час; *на оси абсцисс* — интенсивность освещения в тысячах люкс.

В заключение следует отметить, что с помощью радиоактивного метода можно быстро получить большое количество данных о фотосинтезе хлореллы с высокой степенью достоверности. Возможность получения результатов в многократной повторности дает необходимый для статистической обработки материал. Ошибка метода невелика.

Хочется отметить также, что при введении в систему меченого углерода с углекислым газом интенсивность фотосинтеза, измеряемая по включению C^{14} в клеточный материал, повидимому, в большой степени соответствует величине истинного фотосинтеза.

Метод представляется особенно подходящим для изучения световых и температурных кривых фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

Бассем Дж. А. и М. Кальвин. (1961). Путь CO_2 в фотосинтезирующем растении. Тр. V Международного биохимического конгресса. VI симпозиум, 3. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Кузнецов С. И. (1955). Использование радиоактивной углекислоты C^{14} для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. В сб.: Изотопы в микробиологии. — Мелешко Г. И., М. М. Красотченко. (1965). Условия углеродного питания хлореллы в интенсивной культуре. Проблемы космич. биолог., IV. — Семененко В. Е., М. Г. Владимирова, М. А. Попова, Л. Н. Цоглин. (1965). Зависимость роста и продуктивности хлореллы от концентрации CO_2 в газовой смеси и коэффициента вентиляции культуры. Проблемы управляемого биосинтеза и биофизики популяций. — Сорокин Ю. И. (1959). Определение продуктивности фотосинтеза фитопланктона в водной толще с помощью C^{14}. Физиолог. раст., 6, 1. — Целищев С. П. (1954). Некоторые вопросы методики применения радиоактивных индикаторов в агробиологии. Изв. Тимирязевск. с.-х. акад., 2 (6). — Bassham J. A. a. M. Kirk. (1964). Photosynthesis of amino acids. Bioch. et Bioph. Acta, 90. — Brown A. H., A. O. C. Nier, R. W. Van Norman. (1952). Measurement of metabolic gas exchange with a recording mass spectrometer. Plant Physiol., 27, 2. — Calvin M. a. P. Massini. (1952). The path of carbon in photosynthesis. Experientia, 8, 12. — Österlind S. (1951). Inorganic carbon sources of green algae, III. Measurements of photosynthesis in *Scenedesmus quadricauda* and *Chlorella pyrenoidosa*. Physiol. Plantarum, 4, 2. — Sorokin Y. G. (1962). Determination of correction coefficients for self absorption of C^{14} radiation in assaying photosynthesis and chemosynthetic productions in reservoirs. Mikrobiologiya, 30. — Steemann-Nielsen E. S. (1951). Measurement of the production of organic matter in the sea. Nature, 167, 4252. — Steemann-Nielsen E. S. (1958). Experimental method for measuring organic production in the sea. Rappt. Proces-Verboux Reunions Consiel, Perm. Intern. Exploration Mer., 144. — Tamiya H. (1955). Growing *Chlorella* for food and feed. Proc. World Symposium on Appl. Solar., 4SA. — Warburg O., H. Geleick u. K. Briese. (1952). Über die Messung der Photosynthese in Carbonat-Bicarbonat-Gemischen. Zeitschr. Naturforsch., 7, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 II 1968).

SUMMARY

A modification of the radiometric method is proposed by the authors for the measurement of photosynthetic rate in chlorella in the aquatic medium. The applicability to chlorella of the formula for the calculation of the rate of photosynthesis from the absorption of the radioactive carbon dioxide, that had been proposed for higher plants, is shown experimentally. The apparatus for the measurement of the photosynthetic rate of chlorella in the aquatic medium and the consecutive procedures of the measurement are described.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.3 (282.247.11)

М. В. Гецен

О ВОДНОЙ ФЛОРЕ ПРИТОКОВ ПЕЧОРЫ В ОБЛАСТИ ТИМАНА

M. V. GETZEN. ON THE AQUATIC FLORA OF THE TRIBUTARIES OF THE PECHORA IN THE REGION OF THE TIMAN RANGE

Обнаженность коренных пород Тимана, часто представленных известняками, в значительной степени определяет интересные ботанико-географические особенности этого района. При исследовании наземной флоры давно обратила на себя внимание «связь местонахождений реликтовых растений с выходами известняков» (Толмачев, 1938 : 3). На известковых обнажениях в долинах тиманских рек были обнаружены интереснейшие островки аркто-альпийских растений. Ю. П. Юдин (1938) особенно подчеркивал их реликтовый характер, что было подтверждено последующими флористическими исследованиями (Лащенкова, 1959, 1965). Своеобразие типов наземной растительности в области Тимана нашло отражение и в геоботаническом районировании (Юдин, 1954 : 326).

Литературные сведения о водной флоре тиманских рек исключительно малочисленны. По водорослям они ограничиваются небольшим списком зеленых из р. Печорской Пижмы (Borge, 1894) и единичными определениями водорослей планктона из рр. Ижмы и Ухты (по сборам В. Н. Андреева), имеющихся в рукописных работах Н. Н. Воронихина. По макрофитам имеются лишь упоминания о нахождении отдельных видов (Болотова, 1954; Определитель высших растений Коми АССР, 1962).

Несмотря на столь слабую изученность водной флоры и полную неизученность фауны водных беспозвоночных Тимана, на основании особенностей геологии, гидрографии и некоторых черт гидрохимии (Толмачев, 1946) в бассейне р. Печоры был предположительно выделен и оконтурен Тиманский гидробиологический район (Зверева, 1960).

Первые комплексные гидробиологические работы в области Тимана были проведены в 1959 г. на р. Печорской Пижме, впадающей в Печору в ее нижнем течении (Власова, 1961; Соловкина, 1964). Она обследована на протяжении 300 км (общая протяженность реки 380 км). Летом 1964 г. при изучении притоков Печоры в ее среднем течении была обследована р. Сойва. Это приток р. Печоры 2-го порядка, впадающий в р. Сев. Мылву в 14 км от ее устья, длиной 154 км. Исследованиями охвачен участок общей протяженностью 76 км.

На исследованных участках эти таежные реки неоднократно прорезают обнажения коренных пород. Дно обеих рек преимущественно каменистое и крупногалечниковое. Некоторые перекаты выстланы плитняком из кристаллических пород. Лишь в затишных участках русла в зоне зарослей макрофитов, а также в курьях и старицах дно сильно заилено. Вода прозрачная, зеленовато-голубоватого цвета. Глубина на перекатах до 0.5 м, на плесах чаще до 2 м. В оба года работ в период низкой межени мелководные русла П. Пижмы и Сойвы питались в основном за счет грунтовых вод. В них бурно развивалась водная растительность (макрофиты, водоросли), благодаря чему наблюдались постоянное пересыщение воды кислородом и дефицит углекислоты, реакция воды была ярко выраженной щелочной (pH 7.8—8.4, чаще 7.8). Это в свою очередь создавало дополнительные условия для растворения в известной степени уже размытых по берегам карбонатных пород. Вследствие этого воды П. Пижмы и Сойвы обогащены кальцием и магнием (соответственно до 50.5 и 19.4 мг/л). Минерализация превышает печорскую в два и более раза: Сойва — 265.86 мг/л, П. Пижма — до 334.2 мг/л; характер минерализации гидрокарбонатно-кальциевый (Толмачев, 1946; Власова, 1961). Летом 1964 г. отмечен, по сообщению Т. А. Власовой, хлоридно-натриевый ее характер при величине 609.75 мг/л. На отрезках течения, где обнажения известняков вплотную подходят к берегам, в обеих реках наблюдалось редкое для северных вод явление биологической декальцинации, являющееся, как известно, следствием усиленного потребления углекислоты бурно развивающейся водной растительностью. Выпадение кальция было особенно ощутимо на зарослях мягких водных растений.

Сборы водной флоры в р. П. Пижме проведены Э. И. Поповой, в р. Сойве — автором. Высшие растения определены А. А. Дедовым, А. Н. Лащенковой и В. А. Марты-

нешко. Из альгологических сборов автором просмотрено 80 проб фитопланктона, бентоса и обрастаний. Проведено более детальное микроскопирование материала только из р. Сойвы на кафедре систематики и геоботаники Тартуского университета при непосредственной помощи и консультациях Э. Г. Кукка и И. О. Пост. Разнохарактерность сборов и степени обработки не позволяют пока в равной степени оценивать водную флору этих рек, наиболее же существенные отличия будут указаны.

Вместе с прежними материалами по водорослям из р. П. Пижмы в составе их водной флоры зарегистрировано 279 видов, разновидностей и форм: макрофитов — 32 (гербарий Коми филиала АН СССР), водорослей — 247 (см. таблицу).

Альгофлора обследованных тиманских притоков р. Печоры

Таксоны	Всего видов, разновидностей и форм	Из них в р. Сойве
Cyanophyta	66	63
Bacillariophyta [1]	38	32
Chrysophyta	3	3
Xanthophyta	6	3
Chlorophyta	128	79
Volvocales	3	1
Protococcales	45	40
Ulotrichales	3	2
Chaetophorales	8	4
Siphonocladiales	1	1
Oedogoniales	3	3
Siphonales	1	1
Zygnemales	8	7
Desmidiales	56	20
Euglenophyta	4	4
Rhodophyta	2	1
Charophyta	Не определены	
Всего из р. П. Пижмы	247	185

По составу макрофитов богаче р. П. Пижма; в ней вместе с водоемами придаточной системы встречено 29 видов и форм (из них только в данной реке 18), в р. Сойве 17; таксонов, общих обеим рекам, 12. У берегов в руслах рек заросли чаще образуют *Nardosmia laevigata* (Rchb.) DC., *Equisetum* spp., *Carex* spp., *Caltha palustris* L., и совсем редко в П. Пижме к ним примешивается *Phragmites communis* Trin. Для участков озеровидных расширений и заводей с замедленным течением характерны мощные заросли погруженных (мягких) растений из *Potamogeton heterophyllus* Schreb., *P. natans* L., *Sparganium* spp., *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. с примесью *Butomus umbellatus* L., который заходит даже на середину русла. На некоторых перекатах р. Сойвы обильно развиваются только *P. heterophyllus* var. *graminifolius* Fr. и *Batrachium kauffmannii*. Только в П. Пижме встречены также *Potamogeton alpinus* Balb.. *P. lucens* L., *Callithriche verna* L., *Myriophyllum spicatum* L. и *Scirpus lacustris* L., образующий небольшие, но густые заросли. В старицах обеих рек встречены *Utricularia vulgaris* L., *Nuphar luteum* (L.) Smith, *Lemna minor* L.; кроме того, только в П. Пижме — *Lemna trisulca* L., *Potamogeton friesii* Rupr., *P. perfoliatus* L., *Sparganium simplex* Huds., *Ceratophyllum demersum* L.; только в р. Сойве — *Nymphaea tetragona* Georgi.

Многообразие флоры споровых растений обеих рек наблюдается преимущественно среди обрастаний дна и зарослей макрофитов русла. Особенно для них характерны обрастания камней водяными мхами и ностоками. В р. Сойве среди последних преобладает *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah., значительно реже — *N. zetterstedtii* Aresch. и *N. paludosum* Kütz. В обрастаниях вместе с ностоками нередки *Chaetophora elegans* (Roth) Ag. и *Gloeothrichia pisum* (Ag.) Thur. К стеблям мхов и колониям ностоков прикрепляются инкрустированные известью дерновины *Calothrix ramenskii* Elenk. вместе с *C. braunii* Born. et Flah., *C. clavata* G. S. West, а также *Tolypothrix tenuis* Kütz. f. *lanata* (Wartm.) Kossinsk. и *Chantransia chalybea* (Lyngb.) Fr.

Среди стеблей мхов господствуют донные и эпифитные диатомовые — многообразные навикулоидные, *Meridion circulare* Ag., эпитемии с преобладанием *Epithemia sorex* Kütz., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll и многие другие. Часто на камнях вместе с водными мхами интенсивно развиваются нитчатые водоросли, особенно виды *Spirogyra*. В период обследования они были большей частью стерильны, а из половозрелых

[1] Детальное изучение не проводилось.

в р. Сойве определены *Spirogyra olivascens* Rab. и *Sp. communis* (Hass.) Kütz. Вместе с ними в различных соотношениях вегетируют *Cladophora* sp., *Chantransia chalybea*, *Stigeoclonium* sp., *Ulothrix zonata* Kütz., стерильные виды *Oedogonium* и *Mougeotia*. Нитчатые водоросли, отмирая, всплывают и уносятся течением. Особенно много их скапливается в затишных заливчиках среди зарослей.

Водорослевые сообщества среди «косм» нитчаток на камнях и в зарослях складываются в основном за счет эпифитных и зарослевых форм четырех групп.

Диатомовые — *Cocconeis pediculus* Ehr., *Epithemia sorex* Kütz., *E. turgida* (Ehr.) Kütz. и *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. — изобилуют на нитях кладофоры, эдогониумов и диатомовых. Из эпифитных синезеленых особо массовыми являются *Lyngbya limnetica* Lemm. f. *limnetica* et f. *granulifera* (Tschern.) V. Poljansk. с преобладанием последней формы, *Oscillatoria amphibia* Ag. f. *amphibia* et f. *tenuis* (Anissim.) Elenk., *Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst. В р. Сойве среди нитчаток на камнях и в зарослях развивается *Anabaena inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah.

Среди зарослей макрофитов и особенно между нитчатками постоянно обилие десмидиевых и протококковых, особенно из родов *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Scenedesmus*. При этом отдельные виды развиваются в массовом количестве. Из десмидиевых это *Cosmarium punctulatum* Bréb. var. *punctulatum* et var. *subpunctulatum* (Nordst.) Börg., *C. formosulum* Hoff. var. *formosulum* et var. *nathorsdtii* (Boldt) West et G. S. West, *C. subcrenatum* Hantzsch, *C. laeve* Rab. var. *laeve* et var. *septentrionale* Wille, *Staurastrum punctulatum* Bréb. и его разновидности. Кроме того, только среди декальцинированных зарослей рдеста разнолистного в р. Сойве в массе встречена *Gonatozygon brebissonii* De Bary forma. Она отличается от типовой большей амплитудой размеров и постоянно трапециевидно суженными, а не расширенными концами клеток.

Своеобразен состав водорослей на заиленных биотопах дна. В налке на камнях и на поверхности песка вместе с донными диатомовыми изобилуют указанные виды десмидиевых и синезеленых — *Phormidium valderiae* (Delp.) Geitl., *Anabaena* sp., *Oscillatoria limosa* Ag., *O. tenuis* Ag., виды рода *Pseudanabaena* — *P. catenata* Lauterb., *P. galeata* Böcher, единично — *P. papillateriminata* (Kissel.) Kukk и др. Ниже мест выхода известняков в наиболее затишных местах основного русла обеих рек (грунт — заиленный песок) встречены заросли харовых водорослей.

Планктон в этих горных тиманских реках тоже чаще состоит из разнообразных донных и эпифитных водорослей. Из планктонных на участках с замедленным течением развиваются: в р. П. Пижме — *Melosira* sp., *Anabaena hassalii* (Kütz.) Wittr., *A. lemmermannii* P. Richt., *Anabaena* spp. ster., виды рода *Scenedesmus*; в р. Сойве — *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., *Dinobryon divergens* Imh., *Anabaena inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah. На планктон П. Пижмы своеобразный отпечаток накладывает влияние притоков, в бассейне Сойвы пока совершенно необследованных. Некоторые из них берут начало из болот, и в русле П. Пижмы ниже их впадения становится разнообразнее состав десмидиевых водорослей, например ниже р. Светлой набор видов *Closterium*.

Таким образом, на обследованных отрезках течения в обеих тиманских реках флора многообразна. Предположительно можно отметить, что в ее составе преобладают широко распространенные, с большим размахом экологической амплитуды виды. В условиях горных участков рек встречаются разнообразные биотопы, и в них развиваются как реофильные виды (нередко массово) — *Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst., *Spirogyra olivascens* Rab., *Ulothrix zonata* Kütz., *Chantransia chalybea* (Lyngb.) Fr., *Batrachospermum* sp. (р. П. Пижма), так и те, которые по литературным данным считаются характерными для стоячих и медленно текучих вод — *Potamogeton heterophyllus* Schreb. var. *heterophyllus* et var. *graminifolius* Fr., *P. natans*, *Polygonum amphibium* L., виды *Pseudanabaena* (Anagnostidis, 1961; Определитель высших растений Коми АССР, 1962). Причем виды последнего рода известны в основном как сапропелевые организмы, а развитие их в горных реках отмечено было также П. А. Обухом (1963) для р. Прут.

Основу растительных ассоциаций в исследованных реках образует очень ограниченное число видов макрофитов и водорослей. Это несомненно является отражением специфических экологических условий их обитания, и прежде всего своеобразного режима кальция. Четкие связи такого порядка давно установлены не только для наземной, но и водной флоры (Kann, 1941; Luther, 1953). При этом среди биогенных элементов содержание в водоемах кальция и хлора, по исследованиям Лунда (Lund, 1965), больше определяет состав, чем продукцию водорослей. В условиях сильно щелочных вод он обедняется, хотя продукция может быть большой. Это является одним из проявлений экологического закона, прослеженного, в частности, и для водорослей, что крайние условия обитания имеют обедненную флору (Gessner, 1955).

В условиях обследованных тиманских рек это особенно показательно для состава десмидиевых водорослей. В целом эта группа характерна для кислых бедных кальцием вод. Но отдельные виды могут развиваться и в жестких водах (Косинская, 1960 : 78). Кроме того, в литературе имеются примеры «отбора» в подобных условиях именно тех же широковалентных видов десмидиевых, которые в обследованных тиманских реках являются также массовыми. Например, Мессикоммер (Messikommer, 1963) приводит их в числе показательных в ассоциации «Cosmarietum littorale alkalitrophicum», характерной для прибрежной зоны богатых кальцием озер и прудов Швейцарии. А на известковистых скалах Татр как исключение развиваются тоже только некоторые виды десмидиевых, из которых особенно часты *Staurastrum punctulatum* Bréb. — типовая — и другие разновидности (Růžička, 1964). Скорее всего именно с экологическими условиями можно связать в этих реках и многочисленные отклонения

водорослей от типов (см., например, Borge, 1894), а предположительно — и наличие новых экологических форм (пример с *Gonatozygon brebissonii* De Bary forma из р. Сойвы).

Как сказано выше, реки Печорского бассейна на отдельных участках течения прорезают горные реликтовые ландшафты Тиманского кряжа, которые и в современный период отличаются своеобразными геохимическими условиями. Это, как мы видели, отражается на составе флоры в долинах рек. Так, малая скорость эродирования известковистых обнажений и богатство этого субстрата способствуют хорошей сохранности характерной «известковистой» флоры (по Юдину, 1938), что в конечном итоге является основой распространения («в пределах уже существующего ареала») этих несвойственных лесной полосе европейского северо-востока элементов реликтовой флоры.

Первые материалы по водной флоре тиманских рек частично также вскрывают особенности ее состава и продуцирования в тесной связи с химизмом вод (Власова, 1961), подтверждая тем самым предполагавшиеся ранее особенности жизни вод этого района Печорского бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

Болотова В. М. (1954). Флора и растительность водоемов. В кн.: Производительные силы Коми АССР, 3, 1. — Власова Т. А. (1961). Особенности летнего гидрохимического режима Печорской Пижмы. Тр. Коми ФАН СССР, 11. — Зверева О. С. (1960). Основы гидробиологического районирования Коми АССР. Изв. Коми филиала ВГО, 6. — Косинская Е. К. (1960). Флора споровых растений СССР, 5. — Лащенкова А. Н. (1959). Заметка о флоре известняков реки Пижмы. Изв. Коми филиала ВГО, 5. — Лащенкова А. Н. (1965). О флоре скалистых обнажений долины реки Мезенской Пижмы. Бот. журн., 3. — Обух П. А. (1963). Очерк флоры водорослей реки Прут. Бот. журн., 2. — Определитель высших растений Коми АССР. (1962). Под ред. А. И. Толмачева. — Соловкина Л. Н. (1964). Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма. Зоолог. журн., 43, 10. — Толмачев А. И. (1938). Предисловие к сб.: Материалы по истории развития флор Европейского Севера СССР. — Толмачев В. А. (1946). Гидрохимическая характеристика поверхностных вод Коми АССР и опыт их районирования. — Юдин Ю. П. (1938). Флора известняков по реке Сойве. В сб.: Материалы по истории развития флор Европейского Севера СССР. — Юдин Ю. П. (1954). Геоботаническое районирование Коми АССР. В кн.: Производит. силы Коми АССР, 3, 2. — Anagnostidis K. (1961). Untersuchungen über die Cyanophyceen einiger Thermen in Griechenland. — Borge O. (1894). Süsswasseralgen, gesammelt von Dr. A. O. Kihlmann im nördlichsten Russland. Bihang K. Sv. Vet.-Akad. Hahdl., 19, 3 (5). — Gessner F. (1955). Hydrobotanik, 1. — Kann E. (1941). Krustensteine in Seen (eine vergleichende Übersicht). Arch. Hydrobiol., 37, 4. — Lund J. (1965). The ecology of the freshwater phytoplancton. Biol. Rev., 40, 2. — Luther H. (1953). Über die nordische Verbreitung von *Chaetophora incrassata* (Hunds) Hazen. Bot. Not., 3. — Messikommer E. (1963). Beitrag zur Kenntnis der Algenverbreitung in der Westschweiz. Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 108, 1. — Růžička J. (1964). Desmidiaceen der feuchten Felsen in der Honen Tatra. Fragmenta Floristica et Geob., 10, 1.

Коми филиал Академии наук СССР,
г. Сыктывкар.

(Получено 1 IX 1967).

УДК 581.9 (470.43)

Л. А. Евдокимов

О ГРАНИЦАХ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ КУЙБЫШЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

L. A. YEVDOKIMOV. ON THE BOUNDARIES OF THE AREAS OF SOME PLANT SPECIES TRAVERSING THE KUYBYSHEV REGION

При изучении флоры и растительности лесов Куйбышевской области в 1959—1964 гг. нами были собраны новые данные о географическом распространении некоторых видов, ареалы которых здесь имеют свои границы. Сведения о произрастании этих видов на данной территории в литературе либо немногочисленны, либо вовсе отсутствуют.

На основании анализа литературных источников и материалов наших полевых исследований приводим для территории Куйбышевской области уточненные сведения о границах ареалов и отдельных местонахождениях следующих видов.

1. ***Pleurospermum uralense*** **Hoffm.** У И. Шмальгаузена (1895), во «Флоре Юго-Востока европейской части СССР» (1929—1936) и у С. С. Станкова и В. И. Талиева (1957) об этом виде имеются общие указания для области в целом. Е. Исполатовым (1915) это растение было найдено в окрестностях с. Сосновки бывш. Бугурусланского уезда (ныне Похвистневского района Куйбышевской области) «в светлых дубравах на сырых местах».

Нами реброплодник уральский был найден в следующих географических пунктах области: Шенталинский район, близ сел. Новый Кувак, 1 VIII 1963, и Черноречье, 12 X 1963; Клявлинский район, в окрестностях с. Камышла, 1 VIII 1962, пос. Красный Яр, 5 VIII 1962, нередко под пологом дубово-березовых и березовых лесов; Похвистневский район, в 6 км к северо-западу от с. Старое Похвистнево, 31 VII 1964, на опушке осинового леса, единственный экземпляр.

По нашему мнению, ареал реброплодника уральского простирается на северо-востоке области до с. Сергиевская. Южная и юго-западная границы восточной части ареала этого вида, по-видимому, совпадают с пределами световых дубрав, приуроченных к щебневато-карбонизированным почвам водоразделов Куйбышевского Высокого Заволжья.

2. ***Acer tataricum*** **L.** По данным «Флоры Юго-Востока европейской части СССР» (1929—1936), в области широко распространен на правобережье, на юге и в средней части левобережья. А. П. Шиманюк (1964) указывает северо-восточную границу клена татарского по линии Ульяновск—Оренбург, которая проходит на территории области через населенные пункты: Сухие Аврели Кошкинского района, Большая Каменка Красноярского района, Отрадное Кинель-Черкасского района и Подсолнечное Борского района. По нашим исследованиям, массовое произрастание данного вида к северу и северо-востоку от этой линии прослеживается только по долинам трех крупных рек области: Большого Кинеля, Сока (до с. Исаклы) и Кондурчи (до с. Кишки). В водораздельных лесах северной части области клен татарский практически отсутствует. Одиночные экземпляры нами были найдены лишь в окрестностях с. Малая Раковка Красноярского района, 12 V 1963, под пологом дубово-липового леса, и в 2.5 км к юго-западу от с. Большое Микушкино Похвистневского района, 20 V 1962, на опушке кленовой дубравы.

3. ***Cicerbita uralensis*** **(Rouy) Beauverd.** Имеется единственное указание Е. Исполатова (1915) на его произрастание в окрестностях с. Сосновки бывш. Бугурусланского уезда (ныне Похвистневского района Куйбышевской области), в 25 км к северо-западу от г. Похвистнева («Сырой берег речки Гремячки». . . «в одном месте». . . «в большом количестве»).

4. ***Lonicera tatarica*** **L.** О произрастании жимолости татарской около г. Самары, по рекам Кинелю и Самаре писал в прошлом Ф. Полунин (1789). Эти сведения в целом подтверждаются данными «Флоры Юго-Востока европейской части СССР» (1929—1936). Шиманюк (1964) показывает северо-западную границу ареала этого вида на территории Куйбышевского Заволжья.

По нашим наблюдениям, северо-западная граница массового произрастания жимолости татарской проходит в левобережье области по р. Б. Кинелю, огибая с севера окрестности г. Куйбышева. Отдельные местонахождения к северу и северо-западу от этой границы были обнаружены нами около пос. Куйбышевского сельскохозяйственного института в Кинельском районе, 15 VI 1959, на дне Каменного дола, а также в окрестностях с. Старое Похвистнево Похвистневского района, 5 IX 1964, на выровненной вершине крутого южного склона близ лесной опушки разреженной дубравы. Удаление от долины названной реки в обоих случаях не превышало 5—7 км. Самое северо-западное местонахождение жимолости татарской в этой области отмечалось для окрестностей с. Сергиевская (гербарий Набо во «Флоре Юго-Востока европейской части СССР», [1929—1936]).

5. ***Laser trilobum*** **(L.). Borkh.** По данным «Флоры Юго-Востока европейской части СССР» (1929—1936) и А. Ф. Терехова (1948), лазурник трехлопастной широко распространен в правобережной части области, а в Заволжье — местами.

В нашей предыдущей работе (Евдокимов, 1964) *L. trilobum* указывается для сосновых боров Куйбышевского Высокого Заволжья. Позднее он был зарегистрирован нами в следующих географических точках области: окрестности г. Куйбышева, 12 VI и 15 VIII 1964, лиственные леса Сокольих гор в районе Студеного и Коптева буераков, весьма часто; Кошкинский район, близ с. Бормы, 12 V 1963, выровненное водораздельное плато, под пологом светлой дубравы, изредка; Красноярский район, окрестности сел. Большая Каменка, 7 VIII 1960, и Малая Раковка, 17 V 1963; Шенталинский район, окрестности с. Новый Кувак, 1 VIII 1963, вершины крутых склонов, под пологом светлых дубрав, изредка.

Таким образом, ценоареал лазурника трехлопастного продолжается в левобережье области лишь на небольшой территории вдоль Волги от г. Куйбышева до устья р. Сока, захватывая район Сокольих гор. К востоку от этой границы его спорадическое произрастание наблюдается на всей остальной части территории Куйбышевского лесостепного Заволжья.

Восточная же граница *L. trilobum* по свидетельству Ю. Д. Клеопова (1941), видимо, проходит в западном Предуралье.

6. ***Liparis loeselli*** **(L.) L. C. Rich.** До последнего времени в области было известно одно местонахождение этого растения около с. Шелехмсти ныне Волжского района (Смирнов, 1904). Нами лосняк Лёзеля был обнаружен в Шигонском районе в окрестностях с. Белоключье, 28 VII 1959, на травяно-моховом болоте, в большом количестве.

7. ***Ornithogalum fischerianum*** **Krasch.** Пестравский район, в 3 км к северо-западу от центральной усадьбы совхоза «Майский», 17 V 1959, на солонцеватых остепненных склонах правого берега р. Мокрой Овсянки, весьма часто.

Сведения о произрастании птицемлечника Фишера на территории области в литературе отсутствуют. Ближайшие местонахождения известны для Саратовской и Оренбургской областей (Флора Юго-Востока европейской части СССР, 1929—1936; Маевский, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

Евдокимов Л. А. (1964). К вопросу о природе сосновых боров Куйбышевского Высокого Заволжья. Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 47. — Исполатов Е. (1915). Природа Бугурусланского уезда. Естествознание и география, 2 и 3. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Полунин Ф. (1789). Географический лексикон Российского государства или словарь, описующий по азбучному порядку реки, озера, моря и т. п., ч. V. — Смирнов В. (1904). К флоре Симбирской губернии. Протоколы заседаний Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 35. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Терехов А. Ф. (1948). Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. — Флора Юго-Востока европейской части СССР. (1929—1936). Под ред. Б. А. Федченко. Тр. Главн. бот. сада, III, V, VI. — Шиманюк А. П. (1964). Биология древесных и кустарниковых пород СССР. — Шмальгаузен И. (1895). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1.

Куйбышевский государственный
педагогический институт.

(Получено 1 IX 1967).

УДК 581.14 : 58.035 : 58 : 581.526.53

Н. А. Кохно

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ЦЕЛИННОЙ СТЕПИ

N. A. KOKHNO. THE EFFECT OF LIGHT INTENSITY ON THE DEVELOPMENT OF PLANTS IN A VIRGIN STEPPE

Известно, что интенсивность света и его спектральный состав оказывают большое влияние на жизнедеятельность растений и их видовой состав в различных условиях произрастания.

В нашем сообщении излагаются некоторые данные о влиянии интенсивности освещения на вегетацию растений целинной степи. Исследование проводилось в 1958 г. в заповеднике «Михайловская целина» (Сумская область УССР).

На участке разнотравно-ковыльной степи была выбрана площадка размером 50 м², на которой была сделана нивелировка и описан видовой состав растительности. Нивелировка показала, что рельеф площадки достаточно однороден и отвечает требованиям опыта. Половина площадки (25 м²) затенялась деревянными щитами, которые задерживали 25% всего света. Щиты были установлены на высоте 1 м от поверхности почвы. Интенсивность освещения под щитами определяли селеновым фотоэлементом. Затенение продолжалось с 19 мая по 20 сентября — до конца вегетации растительности на смежных с ней участках. В течение вегетации проводились наблюдения за сменой фенологических фаз у растений и влажностью почвы. В конце вегетации определяли общий урожай вегетативной массы и содержание в ней воды.

На площадке отмечены следующие виды: *Stipa capillata* L., который вместе с *Zerna inermis* Leyss. создавал первый ярус с покрытием 70—90%, во втором ярусе — *Festuca sulcata* Hack., *Trifolium montanum* L., *Plantago media* L., *Asperula cynanchica* L., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Salvia nutans* L., *Veronica incana* L., *Cytisus ruthenicus* Fisch., *Fragaria viridis* Duch., *Anemone silvestris* L., *Betonica officinalis* L., *Galium verum* L., *Centaurea marschalliana* Spr., *Phleum boehmeri* Wib., *Poa angustifolia* L., *Ranunculus polyanthemus* L., *Carex ruthenica* Krecz., *Astragalus pubiflorus* DC., *Inula hirta* L. и др., всего 37 видов.

Почва площадки — среднесуглинистый мощный чернозем.

Ослабление интенсивности освещения на опытной площадке вызвало существенные изменения в сроках наступления фенофаз и их продолжительности, во влажности и водном режиме растений. Фенофазы у *Stipa capillata, Zerna inermis, Festuca sulcata, Trifolium montanum, Plantago media, Asperula cynanchica, Euphorbia seguieriana, Salvia nutans, Veronica incana* на затененной площадке наступали на 7—8 дней, а в некоторых случаях на 10—12 дней позже, чем в условиях полного освещения (см. таблицу). В середине лета, когда у растений в степи цветение заканчивалось или начинали формироваться (либо уже сформировались) плоды, на затененной площадке растения еще не цвели или только вступали в фазу цветения.

В конце вегетационного периода, когда в обычных условиях у всех растений уже закончилась вегетация, на затененной делянке они продолжали вегетировать, резко выделяясь среди степи своей яркой зеленью. К 20 сентября здесь еще интенсивно вегетировали *Vicia tenuifolia, Anemone silvestris, Filipendula hexapetala, Zerna inermis, Stipa capillata, Euphorbia seguieriana.*

Влияние интенсивности освещения на фенофазы у растений целинной степи (12 июля 1958 г.)

Виды	Освещение	
	полное	75% от полного
Stipa capillata.	Конец плодоношения.	Начало колошения.
Zerna inermis.	Плодоношение.	Колошение.
Festuca sulcata.	Конец плодоношения.	Начало плодоношения.
Trifolium montanum.	Плодоношение.	Отсутствие плодоношения.
Plantago media.	Конец плодоношения.	Конец цветения
Asperula cynanchica.	Цветение.	» »
Euphorbia seguieriana.	Конец плодоношения.	Начало плодоношения.
Salvia nutans.	» »	Конец цветения.
Veronica incana.	Цветение.	Начало цветения.

Таким образом, интенсивность освещения оказала сильное влияние на развитие ряда растений. Согласно данным А. Ф. Клешнина (1954), большинство физиологических процессов в растении может проходить при сравнительно низкой интенсивности солнечной радиации, но для развития необходима более высокая интенсивность света.

Опыты с культурными растениями, проведенные рядом исследователей у нас и за рубежом, показали, что для их нормального развития требуется определенный минимум интенсивности света, причем у разных видов растений он различен. Так, Б. С. Мошков (1953) установил, что *Allium cepa* L. и *Fragaria* sp. могут нормально развиваться при более слабом освещении, чем, например, *Cucumis sativus* L. и *Crambe abyssinica* Hochst. Аналогичные результаты получены В. О. Казаряном (1947) в опытах с *Perilla nankinensis* Decne и некоторыми другими растениями. К такому же выводу пришли Дэвис и Хоэгленд (Davis a. Hoagland, 1928), проводившие опыты с пшеницей *Triticum vulgare* L.

Следует отметить, что на некоторые лесо-луговые виды (Дохман, 1956), как например *Betonica officinalis, Fragaria viridis, Trifolium repens* и др., затенение не оказало заметного влияния. Фенофазы у этих видов при уменьшении освещенности начинались в те же сроки, что и в контроле.

Затенение значительно повлияло на развитие *Trifolium montanum.* У него так и не появились цветки, не было, естественно, и плодов. Таким образом, этот вид является ярко выраженным гелиофилом. У *Asperula cynanchica* затенение ускорило прохождение фенофаз.

Растения затененной площадки выделялись среди остальных своей темно-зеленой окраской, размеры их были почти на $^1/_3$ больше обычных.

Очевидно, здесь также сказалось влияние биоэкологических особенностей данных видов. В подтверждение нашей мысли сошлемся на исследования Генрици (Henrici, 1919), которая установила, что высокогорные растения способны к фотосинтезу при гораздо большей интенсивности света, чем растения долин.

Лесо-луговые виды формировались в иных экологических условиях, чем степные, и это, естественно, сказалось на их биологических особенностях, в частности на отношении к свету. По этому признаку они более пластичны, чем степные виды (последние в подавляющем большинстве более консервативны). Резкое ослабление освещенности приводит к замедлению их развития и в конечном счете к отмиранию. Убедительным примером этого является постепенное исчезновение степных видов под пологом созданного в степи леса. В то же время лесо-луговые виды удовлетворительно развиваются и в условиях леса, и в степи, несмотря на значительные различия в световом режиме этих формаций.

Известно, что интенсивность освещения сильно влияет на фосфорное питание растений, так как ассимиляционная деятельность листьев обеспечивает поглотительную деятельность корней необходимым энергетическим материалом (Ситник и Гродзинский, 1958; Баславская и Вебер, 1959; Яглова, 1961, и др.). Установлено (Яглова,

1961), что под влиянием затенения поступление фосфора в листья замедляется в 1.5 — 2 раза. Более того, обнаружено даже выделение фосфора из растений в почву. Фосфор необходим для развития растения, в частности для образования плодов. В этом, очевидно, одна из причин замедленного прохождения фенофаз у ряда растений в нашем опыте и отсутствие плодоношения у *Trifolium montanum*.

Содержание воды в растениях затененной и незатененной частей опытной площадки было также неодинаковым. Так, в начале вегетации у *Stipa capillata*, *Zerna inermis*, *Festuca sulcata*, *Trifolium montanum* на затененной площадке в надземной части содержание воды составляло: у *Stipa capillata* 72%, у *Zerna inermis* 74%, у *Festuca sulcata* 70% и у *Trifolium montanum* 82% на абсолютно сухой вес. В середине вегетационного периода содержание воды было соответственно 61, 67, 61 и 77%, а в конце вегетации — в среднем 54% (отклонение от этой величины у отдельных видов было незначительным). У растений этих же видов на открытой части опытной площадки содержание воды было значительно меньше (в среднем на 17%).

Урожай вегетативной массы на затененной площадке составил 9.44 т/га воздушно-сухого вещества, а на контрольной — 5.19 т/га. Как сказано выше, ослабление интенсивности освещения сказалось и на влажности почвы: в течение всего вегетационного периода на затененной площадке она была большей, чем на контрольной. Так, 19 мая, в начале опыта, влажность верхнего 20-сантиметрового слоя почвы была 33.2%, 19 июля на затененной площадке — 30.1%, на контрольной — 18.9%, в конце опыта, 20 сентября, соответственно 26.8 и 14.9%. В метровом слое почвы запас влаги за время опыта уменьшился: на затененной площадке — на 55.8 мм, а на контрольной — на 141.6 мм. Физическое испарение с поверхности почвы целинной степи ничтожно, поэтому указанный расход влаги следует отнести на счет транспирации растений целинной степи.

Таким образом, наши исследования показали, что снижение интенсивности освещения растений целинной степи сильно влияет на процессы их развития. Прежде всего задерживается прохождение фенологических фаз у степных видов. При снижении интенсивности освещения у них замедляется образование генеративных органов и весь цикл развития. В то же время у лесо-луговых растений снижение интенсивности освещения не вызывает столь заметных изменений в развитии. Следовательно, степные виды, в отличие от лесо-луговых, для прохождения всего цикла развития нуждаются в полной солнечной радиации.

ЛИТЕРАТУРА

Баславская С. С. и Г. Вебер. (1959). Действие света на превращение фосфатов в растениях. ДАН СССР, 124, 1. — Дохман Г. И. (1956). Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Казарян В. О. (1947). О значении интенсивности света в фотопериодизме растений. ДАН Армянск. ССР, 4, 1. — Клешнин А. Ф. (1954). Растение и свет. Теория и практика светокультуры растений. — Мошков Б. С. (1953). Выращивание растений на искусственном освещении. — Рачивский В. В. (1955). Применение изотопного метода в исследовании влияния интенсивности света на поступление минеральных веществ в растениях. I. Опыт с изотопом фосфора P_{32}. Изв. ТСХА, 2 (9). — Ситник К. М. и А. М. Гродзинский. (1958). Влияние света на поступление и передвижение фосфора (P_{32}) в растениях. Укр. бот. журн., XV, 2. — Яглова Л. Г. (1961). Распределение фосфора и калия между растительными клетками и средой в зависимости от различных световых условий. Изв. ТСХА, 5 (42). — Davis A. R. a. D. R. Hoagland. (1928). Further experiments on the growth of plants in a controlled environment. Amer. Journ. Bot., 15, 1. — Henrici M. (1919). Chlorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenpflanzen. Verhandl. nat.-forsch. Gesellsch. Basel, 30.

Центральный республиканский
ботанический сад
Академии наук УССР,
Киев.

(Получено 24 XI 1967 г.).

УДК 631.811.982 : 581.543 : 581.18

М. Г. Николаева, В. А. Царькова и Е. Н. Полякова

ОБНАРУЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ГОРМОНА ДОРМИНА В ПОКОЯЩИХСЯ СЕМЕНАХ

С 1 рисунком

M. G. NIKOLAEVA, V. A. TZARJKOVA AND E. N. POLIAKOVA. ON DORMIN, A NEW PLANT HORMONE PRESENT IN DORMANT SEEDS

Вопрос о биохимическом механизме покоя семян и почек до сих пор не решен. Широкое распространение получила точка зрения, согласно которой состояние покоя определяется соотношением содержания ингибиторов и стимуляторов роста. До недавнего времени покой почек чаще всего связывали с действием β-ингибитора (Bennet-Clark a. Kefford, 1953; Hemberg, 1958; Dörffling, 1963, и др.). Однако в 1963 г. в листьях березы был найден новый ингибитор, названный дормином (Eagles a. Wareing, 1963). По характеру своего биологического действия и химической природе это вещество оказалось идентично абсцизину II, ранее выделенному из опадающих завязей хлопчатника (Cornforth и др., 1965), и рассматривается в настоящее время как новый растительный гормон (Overbeek, 1966).

Обнаружение дормина очень затруднено по трем причинам: во-первых, он содержится в растительных тканях в очень малом количестве. Во-вторых, на хроматограммах в большинстве растворителей он имеет Rf, близкий к Rf β-ингибитора. И, наконец, в-третьих, пока не известны химические реакции, позволяющие идентифицировать дормин. Эти обстоятельства объясняют, почему дормин так долго не был обнаружен. В настоящее время предложен высоко специфичный метод идентификации дормина с помощью спектрополяриметра по эффекту Коттона (Cornforth и др., 1966). Используя этот эффект и различные биотесты, в Англии были получены довольно убедительные доказательства ответственности дормина за состояние покоя почек (Milborrow, 1967; El-Antably, Wareing, Hillman, 1967).

Дормин был обнаружен не только в листьях и почках, но и в других частях растений. В частности, относительно большое количество его содержится в плодах, что, по мнению многих авторов, является причиной тормозящего действия околоплодников на прорастание семян (Jackson a. Blundell, 1963; Milborrow, 1967; Pieniążek a. Rudnicki, 1967). Естественно, встал вопрос, не играет ли дормин аналогичную роль в покое самих семян, и прежде всего в глубоком покое, для нарушения которого необходима длительная холодная стратификация. Существуют многочисленные сообщения о присутствии в покоящихся семенах ингибиторов прорастания. Химическая природа и роль найденных ингибиторов в покое семян, содержащих их, в большинстве случаев остаются неизвестными. Правда, М. Г. Николаевой и Т. В. Далецкой (1963) и Т. В. Далецкой (1964) было показано, что покой семян клена татарского, бересклета европейского и ряда других древесных растений в значительной мере связан с присутствием в них таких количеств индолилуксусной кислоты (ИУК), которые подавляют прорастание семян и рост зародышей. Не исключено, однако, что ИУК является не единственным ингибитором, ответственным за покой семян этих видов. Кроме того, в семенах яблони (Николаева, 1967; Царькова, 1967) и вишни не удалось обнаружить больших количеств ИУК. Это дает основание предполагать, что покой семян плодовых растений связан с действием какого-то иного ингибитора.

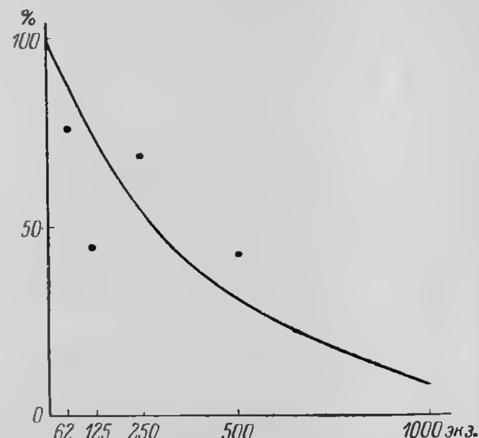
Сведения о присутствии дормина в семенах крайне скудны. Лейп и Крейн (Lipe a. Crane, 1966) установили, что в покоящихся семенах персика содержится ингибитор, который по величине Rf в ряде растворителей и характеру спектра в УФ соответствует дормину. Он исчезает из семян под влиянием холодной стратификации. Обработка сеянцев персика, выращенных из стратифицированных семян, синтетическим препаратом дормина и экстрактом из 6.4 г семян вызывала явление розеточности роста, характерное для сеянцев, выращенных из зародышей покоящихся семян. Однако,

ТАБЛИЦА 1

Результаты определения эффекта Коттона в элюате из семян яблони домашней

Материал	Длина волны в ммк			
	(+) экстремум	1-й нуль вращения	(—) экстремум	2-й нуль вращения
(+) Абсцизин II (дормин) по Мильборроу (1967)	289	269	246	225
Диффузат из семян яблони . .	280	264	250	225

согласно утверждению авторов, дормин локализован у семян персика в кожуре, между тем известно, что покой этих семян определяется главным образом свойствами самого зародыша. В работе Пененжик и Рудницкого (Pieniążek a. Rudnicki, 1967) содержится лишь одна фраза о том, что в семенах яблони обнаружен ингибитор по Rf и биологическому действию, аналогичный дормину, выделенному из листьев. Наконец, по определению Мильборроу (Milborrow, 1967), в килограмме семян авокадо (*Persea gratissima* Gaertn.) содержится 0.034 мг дормина. Имеются опыты, показывающие, что дормин подавляет прорастание семян разных трав, а также рост зародышей из покоящихся семян ясеня (Sondheimer a. Galson, 1966; Sumner a. Lyon, 1967).



Зависимость между величиной пробы покоящихся зародышей яблони, из которой экстрагирован дормин, и степенью его ингибирующего действия на рост отрезков колеоптилей пшеницы.

По оси абсцисс — число зародышей в пробе; *по оси ординат* — рост колеоптилей в процентах от контроля.

Нами было проведено изучение содержания дормина из семян яблони домашней *Malus domestica* Borch., груши обыкновенной *Pyrus communis* L., алычи *Prunus divaricata* Ledeb. и клена татарского *Acer tataricum* L., которые характеризуются глубоким покоем. Извлечение дормина производилось из целых интактных семян, лишенных околоплодника, а у яблони, кроме того, и из отдельных, но также интактных частей семян методом диффузии (Jackson a. Blundell, 1963; Lipe a. Craine, 1966). Проба семян, взятая по их весу (200 г) или по числу (3000—5000 штук), настаивалась при 0—2° в 200 мл воды с 4 сменами в течение 7 дней. Водный диффузат подкислялся 1Н серной кислотой до pH 2—3, и содержащиеся в нем активные вещества переводились в очищенный от перекисей эфир (порции диффузата по 200 мл встряхивались с двумя порциями эфира по 250 мл). Эфир упаривался, осадок растворялся в 50 мл воды, раствор фракционировался по Кеффорду, и кислая фракция наносилась на хроматограмму из расчета диффузата 250—1400 семян в пятно и разделялась в растворителе изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1). Ингибирующая зона, обнаруженная биотестами в Rf 0.6—0.8, элюировалась и перехроматографировалась в растворителе бензол—хлороформ—уксусная кислота (100 : 100 : 1). Очищенный элюат из семян яблони дал эффект Коттона, который неоспоримо свидетельствовал о присутствии в них дормина (табл. 1).

Элюат из 1000 целых семян яблони (36 г) вызывал почти полное подавление прорастания семян горчицы сарептской и роста отрезков колеоптилей пшеницы (сорт

ТАБЛИЦА 2

Биологическая активность элюата из максимально ингибирующей зоны хроматограммы диффузата яблони домашней (растворитель изопропанол—аммиак—вода [10 : 1 : 1], Rf 0.7)

Семена и их части	Величина пробы в штуках	Активность элюата в процентах от контроля		
		прорастание семян горчицы	рост отрезков колеоптилей	прорастание зародышей яблони
Целые семена	1400	10	11	27
Зародыши	1000	53	10[1]	—
Кожура и эндосперм	1000	59	—	—

'Диамант'). Не менее сильно он тормозил прорастание зародышей из стратифицированных семян той же яблони. Анализы показали, что у яблони дормин находится не только в кожуре, но содержится и в самом зародыше (табл. 2). Представление о содержании дормина дает испытание различных разведений исходного элюата из 1000 семян (см. рисунок). Мы видим, что даже в разведении, соответствующем диффузату из 62 семян (2.5 г), наблюдалось некоторое подавление роста.

[1] Элюат из всей ингибирующей зоны хроматограммы Rf 0.6—0.8.

У семян других исследованных нами видов растений также была обнаружена на хроматограммах зона ингибиции, соответствующая по своему Rf зоне дормина на хроматограммах из семян яблони (табл. 3). Эта зона была несколько более расплывчатой на хроматограмме семян клена, что объясняется большой загрязненностью диффузата примесями веществ фенольной природы. После перехроматографирования элюата из активной зоны и повторной разгонки в растворителе бензол—хлороформ—уксусная кислота (100 : 100 : 1) была установлена зона ингибиции, близкая к зоне дормина у семян яблони (табл. 3). Элюат из этой зоны подавлял прорастание не только семян горчицы, но и зародышей из стратифицированных семян яблони (40% от контроля).

Таким образом показано, что в покоящихся семенах яблони содержится дормин. Он обнаружен как в кожуре, так и в самом зародыше. Зоны ингибиции, аналогичные зоне дормина, обнаружены у семян груши обыкновенной и алычи; близкая по Rf ингибирующая зона имеется на хроматограмме диффузата из семян клена татарского. Элюаты дормина, выделенного из семян, оказывают сильное ингибирующее действие на рост колеоптилей, прорастание семян и непокоящихся зародышей. Есть все основания полагать, что присутствие дормина в семенах играет существенную роль в их покое.

ТАБЛИЦА 3

Rf и биологическая активность элюата из максимально ингибирующей зоны хроматограммы диффузата семян разных видов

Вид семян	Величина пробы в штуках	Растворитель	Rf максимально ингибирующей зоны	Активность элюата в процентах от контроля	
				прорастание семян горчицы сарептской	рост отрезков колеоптилей
Яблоня домашняя.	1400	Изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1).	0.7	10	11
	700	То же, затем перехроматографирование в бензоле—хлороформе—уксусной кислоте (100 : 100 : 1).	0.7	50	—
Груша домашняя.	500	Изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1).	0.7	4	11
Алыча.	250	Изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1).	0.7	—	20
Клен татарский.	500	Изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1).	0.6	8	—
	250	То же, затем перехроматографирование в том же растворителе.	0.7	51	—
	250	Изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1), затем перехроматографирование в бензоле—хлороформе—уксусной кислоте (100 : 100 : 1)	0.8—0.9	20	19

Авторы выражают благодарность кафедре высокомолекулярных соединений Московского университета за предоставленную возможность использовать спектрополяриметр «Jasco» для идентификации дормина в семенах.

ЛИТЕРАТУРА

Д а л е ц к а я Т. В. (1964). К вопросу о роли β-индолилуксусной кислоты в покое семян. ДАН СССР, 156, 3. — Н и к о л а е в а М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. Изд. «Наука», М. — Н и к о л а е в а М. Г. и Т. В. Д а л е ц к а я. (1963). Изучение физиологически-активных веществ в покоящихся семенах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 16. — Ц а р ь к о в а В. А. (1967). К вопросу о природе покоя семян плодовых растений. Материалы к конференции молод. спец. бот. садов СССР. — B e n n e t - C l a r k T. A. a. N. P. K e f f o r d. (1953). Chromatography of the growth substances in plant extracts. Nature, 171, 4353. — C o r n f o r t h J. W., B. V. M i l b o r r o w a. G. R y b a c k. (1966). Identification and estimation of (+)—abscisin II (Dormin) in plant extracts by spectropolarimetry. Nature, 210, 5036. — C o r n f o r t h J. W., B. V. M i l b o r r o w, G. R y b a c k, P. F. W a r e i n g (1965). Chemistry and physiology of «dormins» in sycamore. Identity of sycamore «dormin» with

abscisin II. Nature, 205, 4978. — D ö r f f l i n g K. (1963). Die Bedeutung von Inhibitor β für die korrelative Hemmung und für die Winterruhe der Knospen von Acer pseudoplatanus. Planta, 59, 3. — E a g l e s C. F. a. P. F. W a r e i n g. (1963). Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. Nature, 199, 4896. — E l-A n t a b l y H. M. M., P. F. W a r e i n g, I. H i l l m a n. (1967). Some physiological responses to dl Abscisin (Dormin). Planta, 73, 1 — H e m b e r g T. (1958). The significance of the inhibitor-β complex in the rest period of the potato tuber. Physiol. Plantarum, 11, 3. — J a c k s o n G. A. D. a. J. B. B l u n d e l l. (1963). Germination in *Rosa*. Journ. Hort. Sci., 38, 4. — L i p e W. N. a. J. C. C r a n e. (1966). Dormancy regulation in peach seeds. Science, 153, 3735. — M i l b o r r o w B. V. (1967). The identification of (+) — Abscisin II [(+)—Dormin] in plants and measurement of its concentration. Planta, 76, 2. — O v e r b e e k J. (1966). Plant hormones and regulators. Gibberellins, cytokinins and auxins may regulate plant growth via nucleic acid and enzyme synthesis. Science, 152, 3723. — P i e n i ą ż e k J. a. R. R u d n i c k i. (1967). The presence of abscisin II in apple leaves and apple fruit juice. Bull. Acad. Polon. Sci., cl. V, XV, 5. — S o n d h e i m e r E. a. E. C. G a l s o n. (1966). Effect of abscisin II and other plant growth substances on germination of seeds with stratification requirements. Pl. Physiol., 41, 8. — S u m n e r D. C. a. J. L. L y o n. (1967). Effects of (±) — abscisin II on seed germination in four species of grasses. Planta, 75, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 II 1968).

УДК 547.979.8 : 633.15 : 581.132.2

О. Ф. Попова

СТАНОВЛЕНИЕ ТЕМНОВОЙ РЕАКЦИИ ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ ПРИ ЗЕЛЕНЕНИИ ЭТИОЛИРОВАННЫХ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

С 3 рисунками

O. F. POPOVA. THE ESTABLISHMENT OF THE DARK REACTION OF XANTHOPHYLLS TRANSFORMATION IN THE COURSE OF GREENING OF ETIOLATED MAIZE SEEDLINGS

Установлено, что в зеленых листьях под действием света происходит уменьшение количества виолаксантина, сопровождающееся одновременным увеличением количества лютеина или зеаксантина. После этого в темноте происходит обратная реакция — увеличение количества виолаксантина и уменьшение содержания лютеина или зеаксантина (Сапожников, Красовская и др., 1957; Hager, 1967). Получены данные, позволившие высказать гипотезу о связи этих превращений с процессом фотосинтеза (Сапожников, Алхазов и др., 1961). Проводилось также исследование природы световой и темновой реакции превращения ксантофиллов: изучено значение состава газовой среды, влияние различных температур и действие ядов на эти процессы (Сапожников и др., 1959, 1964, 1965; Эйдельман, Бажанова, 1959).

Одним из подходов в исследовании природы световой и темновой реакций превращения ксантофиллов было выяснение последовательности возникновения их биохимической активности при формировании фотосинтетического аппарата в процессе зеленения этиолированных проростков. Установлено, что в этиолированных проростках превращение ксантофиллов не осуществляется (Эйдельман и Ходжаев, 1963).

На первых этапах зеленения световая реакция превращения ксантофиллов останавливается на промежуточной ступени — количество виолаксантина снижается, но при этом не происходит соответствующего увеличения содержания лютеина (Попова и Эйдельман, 1967). Нормальная световая реакция, аналогичная той, которая происходит в стационарных условиях фотосинтеза, отмечается лишь после двух часов зеленения.

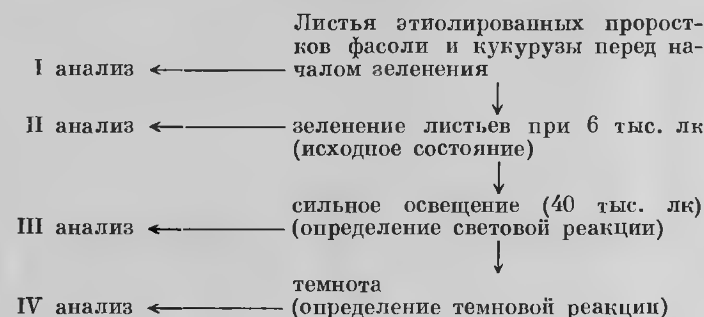
Характер становления темновой реакции превращения ксантофиллов при зеленении этиолированных проростков не исследован; этот вопрос и был целью данной работы.

Объект и метод исследования

В качестве объекта исследования были использованы 7—8-дневные проростки кукурузы сорта 'Стерлинг', выращенные в темноте. Зеленение происходило при освещении растений люминесцентными лампами (6000 лк) и температуре 25±2°. В одних вариантах опытов на свет выставляли отрезанные листья, помещенные на воду, в других — листья, не отделенные от проростков. В опытах использовали среднюю часть второго листа. Для получения однородного материала при определении световой и темновой реакций использовали половинки одного и того же листа. В каждом варианте было 15—18 половинок (0.4—0.5 г сырого веса).

Ход темновой реакции возможно проследить лишь при условии предварительного доведения содержания ксантофиллов до светового уровня. Световой уровень содержания ксантофиллов мы получали при освещении листьев (40 тыс. лк) в течение 10—20 минут при 20±2° в специальной установке. Для прохождения темновой реакции пробу после сильного освещения (40 000 лк) помещали в темный шкаф при +28°.

Схема опытов



Характер темновой реакции исследован у листьев после 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12 и 16 часов зеленения.

Определение содержания пигментов проводили по методике, разработанной Д. И. Сапожниковым и др. (Бажанова и др., 1964). Повторность хроматографирования каждой пробы в опыте была трехкратной. О прохождении темновой реакции судили по двум показателям. Первым показателем было изменение содержания лютеина и виолаксантина на свету и в темноте, выраженное в процентах от содержания в исходном состоянии (см. схему). Вторым показателем являлся темновой эффект, который вычислялся следующим образом. Сумму лютеина и виолаксантина в каждом варианте принимали за 100%. Путем вычитания разности процентного содержания лютеина и виолаксантина в темновой пробе из разности их процентного содержания в световой пробе получали темновой эффект.[1]

Результаты исследования

В предварительных опытах мы выясняли характер темновой реакции у 7—8-дневных проростков кукурузы сорта 'Стерлинг', выращенных при дневном освещении. Данные представлены на рис. 1.

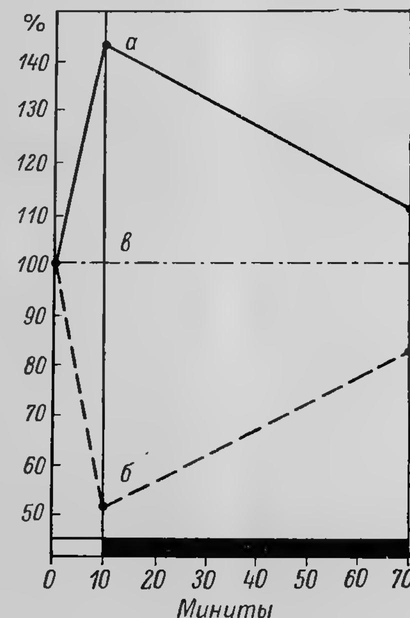


Рис. 1. Влияние света и темноты на содержание лютеина и виолаксантина в листьях кукурузы, выращенной при освещении.

На оси ординат — содержание пигментов в процентах от их количества в исходном состоянии; *на оси абсцисс* — экспозиция на свету и темноте в минутах; *а* — лютеин; *б* — виолаксантин; *в* — содержание лютеина и виолаксантина в исходном состоянии, принятое за 100%.

Как видно из рисунка, в темноте после 10 минут освещения сильным светом наблюдается хорошо выраженное увеличение количества виолаксантина, сопровождаемое уменьшением количества лютеина.

Таким образом, в этой серии опытов было установлено, что у 7—8-дневных проростков кукурузы возможно получить типичную темновую реакцию взаимопревращения ксантофиллов.

Дальнейшей задачей явилось выяснение динамики становления темновой реакции взаимопревращения ксантофиллов у этиолированных проростков при их зеленении.

В первой серии опытов освещению подвергались срезанные листья кукурузы при экспозиции на свету от 40 минут до 5 часов. Результаты представлены в таблице. Как видно из приведенных данных, у листочков, зеленевших в течение 40 минут,

[1] Процентное содержание лютеина минус процентное содержание виолаксантина (на свету)=показателю световой реакции (А); процентное содержание лютеина минус процентное содержание виолаксантина (в темноте после сильного света)=показателю темновой реакции (Б); А минус Б=показателю темнового эффекта.

Влияние темноты после воздействия сильным светом на содержание лютеина и виолаксантина в зеленеющих листьях кукурузы

Время зеленения	Номер опыта	Варианты: зеленение + сильное освещение, лютеин	Варианты: зеленение + сильное освещение, виолаксантин	Варианты: темнота после сильного освещения, лютеин	Варианты: темнота после сильного освещения, виолаксантин
		абсолютное содержание в γ/мг сырого веса			
40 минут	1	0.52±0.05	0.35±0.03	0.53±0.001	0.32±0.01
2 часа	2	0.61±0.07	0.15±0.006	0.62±0.01	0.15±0.007
	3	0.33±0.01	0.27±0.001	0.33±0.01	0.28±0.015
	4	0.66±0.02	0.31±0.02	0.68±0.03	0.24±0.01
	5	0.35±0.03	0.21±0.01	0.40±0.03	0.15±0.01
	6	0.39±0.03	0.11±0.03	0.63±0.004	0.18±0.01
	7	0.20±0.005	0.08±0.004	0.22±0.01	0.10±0.01
3 часа	8	0.32±0.01	0.15±0.03	0.30±0.01	0.12±0.005
4 часа	9	0.37±0.005	0.15±0.02	0.40±0.01	0.19±0.04
	10	0.66±0.07	0.31±0.02	0.62±0.01	0.28±0.01
	11	0.95±0.03	0.48±0.03	0.87±0.05	0.43±0.11
5 часов	12	0.57±0.04	0.25±0.01	0.64±0.02	0.29±0.01
	13	0.66±0.05	0.39±0.06	0.85±0.05	0.45±0.06

двух, трех, четырех часов, в темноте после экспозиции на сильном свету не наблюдается изменения содержания ксантофиллов. После 5 часов зеленения происходит некоторое возрастание количества виолаксантина, не сопровождающееся, однако, уменьшением количества лютеина.

Таким образом, листья, освещающиеся в течение четырех часов, не способны еще к осуществлению темновой реакции.

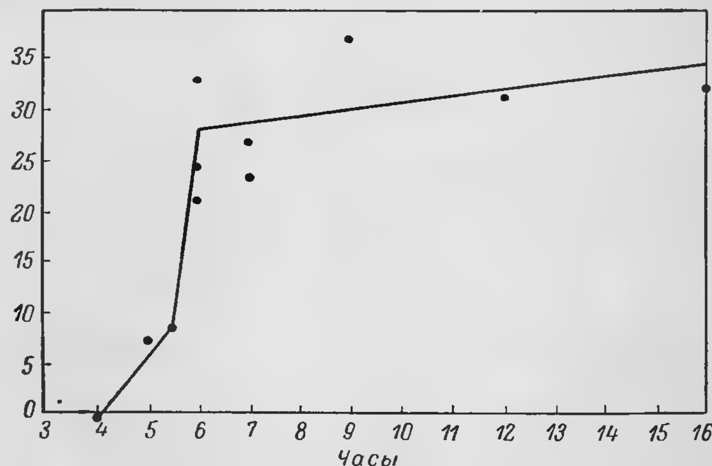


Рис. 2. Динамика темнового эффекта превращения ксантофиллов.

На оси ординат — темновой эффект; *на оси абсцисс* — время зеленения в часах.

На рис. 2 представлено изменение темнового эффекта при увеличении времени зеленения этиолированных проростков.

Из рисунка видно, что при увеличении срока зеленения от 4 до 6 часов показатель темнового эффекта возрастает. При этом после 5—5$^1/_2$ часов зеленения темновой эффект слабо выражен, а после 6 часов показатель его уже выходит на плато.

Для выяснения влияния физиологического состояния листьев на формирование способности осуществления темновой реакции были поставлены опыты с зеленением срезанных и не отделенных от проростков листьев. Данные представлены на рис. 3. На рис. 3, *А* видно, что после 6—7-часового зеленения срезанных листочков в темноте наблюдается лишь увеличение содержания виолаксантина, не сопровождающееся

уменьшением количества лютеина. После 9 часов зеленения удается уже отметить нормальный ход темновой реакции превращения ксантофиллов.

При зеленении листьев, не отделенных от проростков, наблюдается аналогичный ход становления темновой реакции, отличающийся, однако, смещением ее во времени. На рис. 3, *Б* видно, что в таких условиях опыта нормальный ход темновой реакции устанавливается уже после 6 часов зеленения.

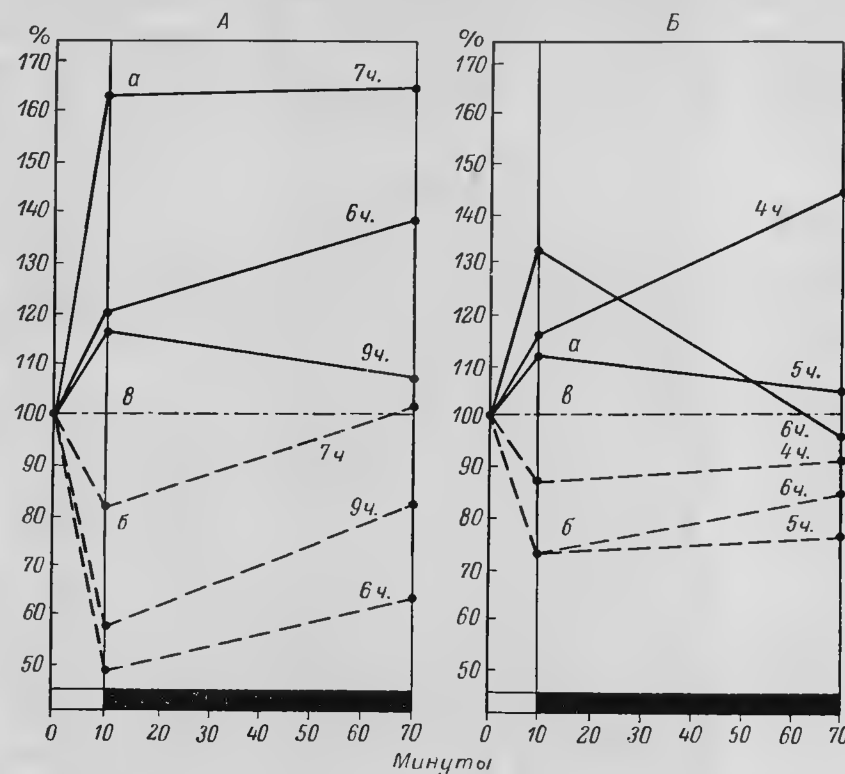


Рис. 3. Влияние света и темноты на содержание лютеина и виолаксантина в этиолированных листьях кукурузы, зеленевших различное время (4, 5, 6, 7 и 9 часов).

На оси ординат — содержание пигментов в процентах от их количества в исходном состоянии; *на оси абсцисс* — экспозиция на свету (40 тыс. лк) и в темноте в минутах; *а* — лютеин; *б* — виолаксантин; *в* — содержание лютеина и виолаксантина в исходном состоянии, принятое за 100%; *А* — зеленели срезанные листья; *Б* — зеленели листья, не отделенные от проростков.

Обсуждение результатов

Предыдущими исследованиями установлено, что в процессе зеленения этиолированных проростков способность к осуществлению световой реакции превращения ксантофиллов начинает проявляться после 1 часа экспозиции на свету (Эйдельман и Ходжаев, 1963). Результаты наших опытов показывают, что способность к осуществлению темновой реакции формируется в течение более длительного времени. Так, даже после 5 часов зеленения еще нет условий, обеспечивающих полный цикл превращения ксантофиллов. В этом случае листья способны лишь к достижению светового уровня в содержании ксантофиллов. Аналогичное явление, т. е. отсутствие цикличности этих реакций, отмечено при нарушении стационарного состояния фотосинтеза в результате воздействия ядами, анаэробиозом и температурой (Сапожников и др., 1959, 1964; Эйдельман и Бажанова, 1959).

Эта аналогия позволяет предположить, что после 5 часов зеленения еще не создаются условия, обеспечивающие стационарное состояние фотосинтеза. Хорошо выраженная темновая реакция и, следовательно, создание цикличности во взаимопревращении ксантофиллов отмечены только после 6 часов зеленения.

В литературе имеются указания, что такие показатели фотохимической активности, развивающейся в процессе зеленения пластиды, как усвоение CO_2 и фотофосфорилирование, в полной мере обнаруживаются после 5—6 часов освещения (Tolbert a. Gailey, 1955; Shen a. Hung, 1964). Примерно в такой же период зеленения заканчивается формирование гранулярно-ламелярной структуры (Boordman a. Anderson, 1964; Klein a. Neumann, 1966).

Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод, что для осуществления темновой реакции требуется более высокая степень организованности пластиды,

чем для прохождения световой реакции превращения ксантофиллов. Кроме того, представляют интерес полученные нами данные, иллюстрирующие постепенность формирования темновой реакции. Сначала темновая реакция выражается лишь в увеличении количества виолаксантина без соответствующего уменьшения содержания лютеина (4—5 часов). Характер темновой реакции, аналогичный ходу ее в зеленых листьях, отмечен только после 6-часового периода зеленения.

Подобное нарушение течения световой реакции отмечено при дезинтеграции клетки в опытах с изолированными хлоропластами и при освещении листьев красным светом (Попова и др., 1964).

Приведенные факты неполного осуществления темновой реакции при зеленении, как и нарушение хода световой реакции при дезинтеграции клетки, вызваны, по-видимому, отсутствием стационарного состояния фотосинтеза в пластиде.

Выводы

При зеленении этиолированных проростков кукурузы темновая реакция эпоксидации ксантофиллов устанавливается постепенно. После 5 часов освещения темновая реакция выражается лишь в увеличении содержания виолаксантина. Характер темновой реакции, аналогичный ходу ее в зеленых листьях, отмечен после 6 часов зеленения. К этому времени устанавливается цикличность во взаимопревращении ксантофиллов.

ЛИТЕРАТУРА

Бажанова Н. В. и др. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. Под ред. Д. И. Сапожникова. — Попова И. А., Н. В. Бажанова и Д. И. Сапожников. (1964). Некоторые особенности светового превращения ксантофиллов в изолированных хлоропластах. Бот. журн., 6. — Попова О. Ф., З. М. Эйдельман. (1967). О превращении ксантофиллов в процессе становления пластиды при зеленении *Phaseolus*. ДАН СССР, 175, 6. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман. (1961). Включение O^{18} из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение. Бот. журн., 5. — Сапожников Д. И., Н. В. Бажанова и В. Подинь. (1964). К характеристике темновой реакции взаимопревращения ксантофиллов. Тезисы доклада на I Биохим. съезде. — Сапожников Д. И., Г. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1957). Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленого листа. ДАН СССР, 113, 2. — Сапожников Д. И., А. Н. Маевская, Т. А. Красовская, А. Л. Приалгаускайте и В. С. Турчина. (1959). Влияние анаэробиоза на изменение соотношения основных каротиноидов зеленого листа. Биохимия, 24, 1. — Сапожников Д. И., Т. Г. Маслова и Н. В. Бажанова. (1965). Исследование превращения ксантофиллов в отсутствии двуокиси углерода. Биохимия, 30, 5. — Эйдельман З. М., Н. В. Бажанова и О. Ф. Попова. (1959). Торможение гидроксиламином световой реакции при превращении ксантофиллов. ДАН СССР, 127, 5. — Эйдельман З. М. и А. С. Ходжаев. (1963). Динамика световой реакции взаимопревращения ксантофиллов в процессе зеленения. ДАН СССР, 150, 4. — Boordman N. K. a. I. M. Andersen. (1964). Studies on the greening of dark-grown bean plants, II. Development of photochemical activity. Austral. Journ. Biolog. Sci., 17, 1. — Hager A. (1967). Untersuchungen über die Lichtinduziertenreversible Xanthophyllumwandlungen an *Chlorella* und *Spinacia*. Planta, 74, 2. — Klein S. a. J. Neumann. (1966). The greening of etiolated bean leaves and the development of chloroplast fine structure in the absence of photosinthesis. Plant and Cell Physiol., 7, 1. — Shen I. K. a. J. C. Hung. (1964). Studies on photophosphorylation the development of PSP activity in etiolated wheat seedlings during greening. Scientia Sinica, XIII, 10. — Tolbert N. E., F. B. Gailey. (1955). Carbon dioxide fixation by etiolated plants after exposure to white light. Plant Physiol., 30, 16.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 VIII 1967).

УДК 581.543 : 581.9 : 582.26 : 631.46 (476.342)

Т. С. Носкова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФЛОРЫ ВОДОРОСЛЕЙ В НЕКОТОРЫХ ПОЧВАХ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С 6 рисунками

T. S. NOSKOVA. SEASONAL VARIATIONS OF THE ALGOFLORA IN SOME SOILS OF THE KIROV REGION

Сезонные изменения в развитии почвенных водорослей проявляются очень разнообразно и, очевидно, обусловлены целым комплексом условий, среди которых наибольшее значение имеют водные и температурные свойства почвы.

В местностях, где отсутствуют резкие понижения температуры, сезонные изменения водорослевых популяций отражают влияние влажности (Shields a. Durell, 1964). В окультуренных почвах динамика водорослей определяется не только почвенно-климатическими условиями, но также состоянием сельскохозяйственных культур и соответствующей агротехникой (Штина, 1959; Florenzano и др., 1963).

До последнего времени указания на сезонную динамику почвенных водорослей касались в основном их видового состава (Голлербах, 1936; Schelhorn, 1936; Матвиенко, 1950, 1958; Мусаев, 1960, 1965, и др.). Однако для познания сезонных изменений очень важной является количественная характеристика обнаруженных организмов; поэтому последние данные, представленные в ряде работ (Попова, 1957; Штина, 1959; Умарова, 1962; Бут, 1963; Florenzano и др., 1963; Байрамова, 1965; Куликова, 1965), дают более точное представление о динамике водорослевых группировок.

Литературные сведения относительно сезонной динамики почвенных водорослей довольно разноречивы, что объясняется, вероятно, различным соотношением действующих факторов в разных условиях среды. Одни авторы (Schelhorn, 1936; John, 1942; Florenzano и др., 1963; Байрамова, 1965) отмечают максимальное развитие водорослей весной, другие (Голлербах, 1936; Stokes, 1940; Матвиенко, 1950; Кондратьева, 1958; Штина, 1959; Умарова, 1962; Куликова, 1965; Аристовская, 1965) — осенью, а некоторые (Матвиенко, 1958) — летом. На весенний и осенний максимумы видового состава водорослей указывают Лунд (Lund, 1945), Титор (Tittor, 1956), Ребель (Rebel, 1959), К. Ю. Мусаев (1965) и другие авторы. Некоторые исследователи, однако, не наблюдали сезонной периодичности в развитии водорослей (Flint, 1958; Драганов, 1964).

Чтобы достаточно четко объяснить такое сложное явление, как сезонная динамика, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении в различных почвенно-климатических зонах. Поэтому нами была поставлена задача изучить сезонные колебания состава и количества водорослей в серых лесных, дерново-карбонатных и некоторых пойменных почвах Кировской области. Исследования проводились в составе почвенного отряда Кировского сельскохозяйственного института в Малмыжском районе, расположенном в юго-восточной части Кировской области.

Район исследования является частью Вятско-Волжского водораздельного пространства, пересеченного Вятским увалом и изрезанного долинами правых притоков р. Вятки. По гидротермальному режиму этот район отличается от других частей области увеличением положительных температур и понижением количества осадков. В целом климат района можно охарактеризовать как теплый и умеренно-влажный с частыми весенне-летними засухами. Метеорологические условия в годы взятия почвенных проб здесь в основном соответствовали климатической норме. Отклонение наблюдалось лишь весной 1965 г., когда в мае осадков выпало на 54 мм больше нормы.

Исследуемая территория расположена в подзоне хвойно-широколиственных лесов, однако в настоящее время они занимают незначительные площади, поскольку большая часть земель распахана.

Преобладающими почвами являются светло-серые и серые лесные с участием дерново-карбонатных. По долинам р. Вятки и ее притоков развиты пойменные почвы.

Пробы для альгологического анализа были собраны летом 1964 г. и весной и осенью 1965 г. на полях и целинных землях колхоза «Заря коммунизма» Малмыжского района. В летний сезон пробы брались из всех горизонтов, включая верхние слои горизонта С, в весенний и осенний — с глубины 0—3 и 3—20 см. При выявлении видового состава применялись чашечные культуры со стеклами обрастания и водные культуры на среде Данилова и на почвенной вытяжке из исследуемой почвы. Количество водорослей в почвах выявлялось методом прямого счета.

Сравнивая количество видов в пробах с шести целинных и десяти обрабатываемых участков разных типов почв, можно отметить их значительные сезонные изменения (табл. 1 и 2).[1] Из 16 исследованных участков в 15 прослеживается увеличение видового разнообразия водорослей в летний сезон, что согласуется с некоторыми данными А. М. Матвиенко (1958) и Р. М. Куликовой (1965). Летнее обогащение флоры, вероятно, может быть объяснено температурными условиями, более благоприятными для вегетации некоторых ее представителей.

[1] В таблицах нет данных о числе видов диатомовых водорослей, так как этот материал находится в стадии обработки.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав водорослей в серой лесной почве

№№ участков	Участки	Число видов водорослей: весна, сине-зеленых	весна, зеленых	весна, желто-зеленых	весна, всего за сезон	лето, сине-зеленых	лето, зеленых	лето, желто-зеленых	лето, всего за сезон	осень, сине-зеленых	осень, зеленых	осень, желто-зеленых	осень, всего за сезон	Общее чи видов
1	Разнотравно-мятликовый луг	23	23	8	54	26	15	11	52	19	21	11	51	87
2	Разнотравно-мятликовый луг	10	9	5	24	12	10	8	30	9	14	8	31	40
3	Злаково-разнотравный луг	—	—	—	—	10	16	13	39	—	—	—	—	39
4	Озимая рожь	12	16	17	45	18	19	11	48	10	10	7	27	82
5	Озимая рожь	8	11	12	31	18	11	20	49	14	7	12	33	74
6	Яровая пшеница	13	6	8	27	17	12	18	47	10	10	11	31	68
7	Занятый пар	13	12	10	35	14	10	19	43	6	9	14	29	67
8	Чистый пар	14	6	12	32	10	14	12	36	4	10	14	28	65
9	Кукуруза	10	9	10	29	14	10	10	34	12	6	12	30	62
10	Сахарная свекла	10	13	6	29	10	18	10	38	11	9	4	24	58
11	Картофель	10	12	8	30	16	18	7	41	10	11	6	27	57

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав водорослей в дерново-карбонатной и пойменной почвах

Тип почвы	№№ участков	Участки	Число видов водорослей: весна, сине-зеленых	весна, зеленых	весна, желто-зеленых	весна, всего за сезон	лето, сине-зеленых	лето, зеленых	лето, желто-зеленых	лето, всего за сезон	осень, сине-зеленых	осень, зеленых	осень, желто-зеленых	осень, всего за сезон	Общее число видов
Дерново-карбонатная	12	Разнотравно-мятликовый луг	19	11	8	38	34	9	9	52	21	16	4	41	78
	13	Злаково-разнотравный луг	—	—	—	—	21	10	9	40	—	—	—	—	40
	14	Занятый пар	12	7	10	29	9	14	14	37	15	9	11	35	70
	15	Озимая рожь	17	12	10	39	24	18	15	57	22	15	12	49	80
Пойменная	16	Разнотравно-мятликовый луг	25	20	11	56	39	20	18	77	23	21	8	52	121
	17	Разнотравно-мятликовый луг	23	12	10	45	30	28	18	76	36	12	13	61	116
	18	Злаково-разнотравный луг	19	24	13	56	27	25	14	66	11	13	17	41	106

Так, в исследованных почвах летом значительно увеличивалось количество желто-зеленых водорослей, особенно видов из порядка *Heterococcales*. В некоторых случаях (поля под озимой рожью, яровой пшеницей и занятым паром) летнее разнообразие их возрастало в 1.5—2 раза. Значительное развитие в этот период получили сине-зеленые. При этом в целинных почвах, как по числу видов, так и по степени развития в культурах, преобладают водоросли из порядка *Oscillatoriales*; в большинстве же обрабатываемых почв численно превалируют или занимают одинаковое место с осциллаториевыми представители порядка *Nostocales*, которые значительно обильнее развиваются в культурах. Летний период характерен также присутствием одноклеточных сине-зеленых из порядка *Chroococcales*, обильно развивающихся в пойменных почвах. На приуроченность *Chroococcales* к летнему сезону указывают также Ребель (Rebel, 1959) и Куликова (1965).

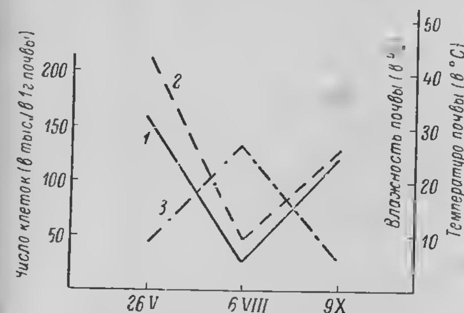


Рис. 1. Сезонные изменения количества водорослей в серой лесной почве разнотравно-мятликового луга.

Обозначения для рис. 1—6: *1* — число клеток; *2* — полевая влажность почвы; *3* — температура почвы.

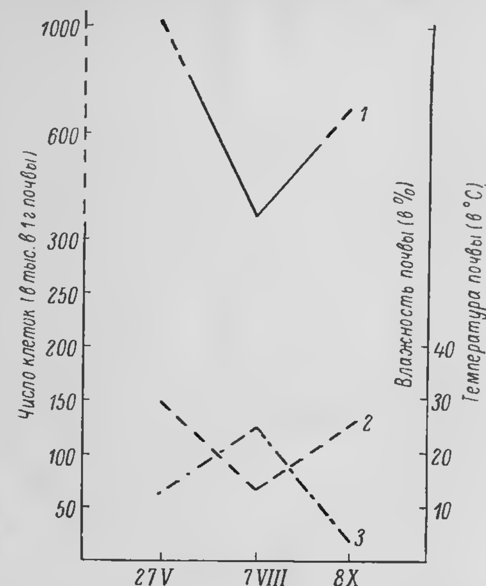


Рис. 2. Сезонные изменения количества водорослей в дерново-карбонатной почве разнотравно-мятликового луга.

Нужно также отметить, что в летний период обнаружено большее количество видов, встреченных только в этом сезоне; они составляют 17.9% от общего числа видов, тогда как водоросли, преобладающие весной, составляют 2.8%, а только осенью — 7%.

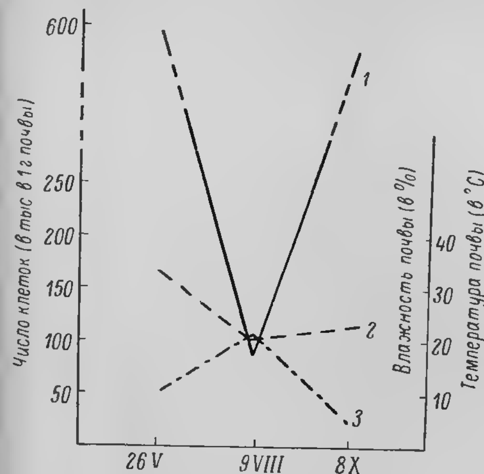


Рис. 3. Сезонные изменения количества водорослей в пойменной почве разнотравно-мятликового луга.

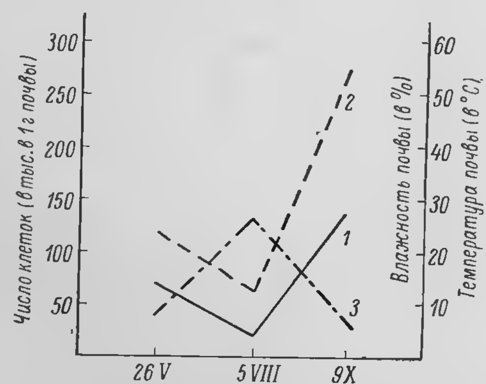


Рис. 4. Сезонные изменения количества водорослей в серой лесной почве (чистый пар).

Несколько иные данные получены при изучении серой лесной почвы под разнотравно-мятликовым лугом (рис. 1). На этом участке больше видов отмечено весной, но колебания видового состава по сезонам здесь очень незначительны (табл. 1). Это явление, вероятно, можно объяснить условиями, в которых находится данный участок. Разнотравно-мятликовый луг расположен в нижней части южного склона оврага,

вследствие чего влажность почвы здесь во все сезоны года была больше, чем на поле озимой ржи, расположенном там же, но выше по склону. Кроме того возможно, что этот участок обогащается минеральными солями, вмываемыми в почву.

Отмеченными факторами, вероятно, может быть объяснено большее разнообразие водорослей на данном целинном участке по сравнению с окультуренными почвами (табл. 1). Сравнение (табл. 1 и 2) других целинных участков (2,3, 12 и 13) с пахотными (4—11, и 14, 15) говорит в пользу последних почв.

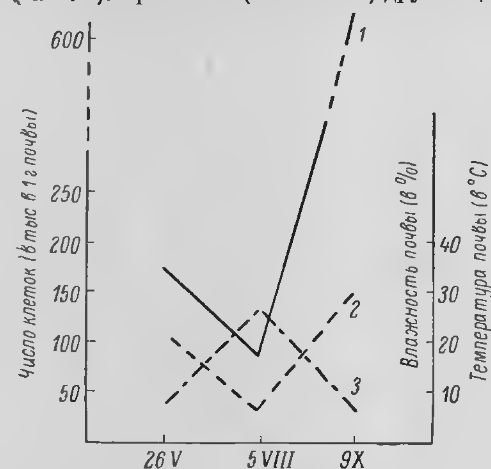


Рис. 5. Сезонные изменения количества водорослей в серой лесной почве под озимой рожью.

Общим признаком весенних и осенних ассоциаций является усиленное развитие водорослей на поверхности почвы. Так, на целинных дерново-карбонатных почвах весной и осенью была обнаружена пленка, состоящая в основном из представителей порядка *Oscillatoriales* (*Microcoleus vaginatus*, *Phormidium foveolarum*, *Ph. corium*, *Plectonema edaphicum*) и *Nostoc commune*, а на пойменных — из *Nostoc sphaeroides*.

Учет клеток водорослей в исследованных почвах методом прямого счета дал другую картину сезонной динамики по сравнению с динамикой видового состава (рис. 1—6). Как видно из рисунков, увеличение количества водорослей наблюдается в весенний и осенний сезоны, а максимум видового разнообразия приходится на лето. Подобное увеличение числа особей, но не видового состава весной и осенью возможно не только за счет лучших условий почвенного увлажнения, но и благодаря массовому развитию видов, устойчивых к низким температурам (Rebel, 1959). Кроме того, весной и осенью почва всегда менее токсична и более благоприятна для развития микроорганизмов (Красильников, 1954).

Сравнивая динамику количества водорослей в некоторых исследованных участках, можно отметить следующие различия. Так, во всех типах почв под лугами и в дерново-карбонатной почве под озимой рожью максимум водорослей приходится на весенний сезон (рис. 1, 2, 3, 6). Осеннее увеличение их во всех случаях не достигает весеннего максимума. Весенний пик водорослей здесь связан с более высокими положительными температурами и повышенной влажностью почвы по сравнению с осенним пиком. При равных положительных температурах в весенний и осенний периоды доминирующим фактором в развитии водорослей является влажность почвы (рис. 4, 5).

Рис. 6. Сезонные изменения количества водорослей в дерново-карбонатной почве под озимой рожью.

Во все сезоны наблюдались следующие общие закономерности: с глубиной количество водорослей в целинных почвах уменьшается более резко, чем в обрабатываемых; в наибольшем количестве они располагаются на поверхности целинных почв, нередко образуя макроскопические разрастания, но уже на глубине 3—10 см их численность резко падает; если на поверхности дерново-карбонатной почвы суходольного луга весной количество водорослей составляло 1 002 900 клеток в 1 г воздушно-сухой почвы, то уже на глубине 3—10 см их численность падала до 48 300; в пахотной же почве уменьшение количества водорослей с глубиной происходит более равномерно, например в поле озимой ржи (серая лесная почва) в слоях 0—10, 10—20, 20—30 и 50—60 см численность водорослей соответственно уменьшалась с 85 800 до 57 200, 28 600 и 2200 клеток в 1 г воздушно-сухой почвы.

Выводы

1. Сезонные изменения почвенных водорослевых группировок отражают динамику влажности, температуры и других условий окружающей среды.

2. В исследованных почвах минимальное количество водорослей отмечается летом, максимальное — весной или осенью в зависимости от изменений условий среды.

3. Количество водорослей в целинных почвах с глубиной уменьшается более резко, чем в окультуренных.

4. Летнее увеличение видового разнообразия водорослей в исследованных почвах, вероятно, связано с более благоприятными температурами для вегетации отдельных групп, например желтозеленых.

ЛИТЕРАТУРА

Аристовская Т. В. (1965). Микробиология подзолистых почв. — Байрамова Л. А. (1965). Водоросли субтропических почв Азербайджана. Автореф. диссерт. — Бут В. П. (1963). Сообщества водорослей некоторых почв Западного Памира и их изменение при окультировании. Автореф. диссерт. — Голлербах М. М. (1936). К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 3. — Драганов С. Й. (1964). Изследвания върху водорасловата флора на почвите в България. София. — Кондратьева Н. В. (1958). До вивченняя розміщення синьозеленых водорослей залежно від агротехнічних заходів. Укр. бот. журн., XV, 4. — Красильников Н. А. (1954). Микроорганизмы и плодородие почв. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Куликова Р. М. (1965). Сообщества водорослей мелиорированных торфяных низинных почв и их изменения при окультуривании. Автореф. диссерт. Л. — Матвиенко А. М. (1950). Почвенные водоросли заповедника «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, 134, 25. — Матвиенко А. М. (1958). Почвенные водоросли окрестностей Харькова. Бот. журн., 8. — Мусаев К. Ю. (1960). Водоросли орошаемых земель и их значение для плодородия почвы. — Мусаев К. Ю. (1965). К вопросу о почвенных водорослях Голодной степи. Матер. Закавказск. конф. по споров. растениям. Баку. — Попова Т. Г. (1957). Почвенные водоросли осваиваемых старозалежных земель Западной Сибири. Тр. Биолог. инст. Зап.-Сиб. ФАН СССР, 3. — Умарова Ш. У. (1962). Сезонные изменения в развитии водорослей хлопковых полей. Докл. АН УзССР, 9. — Штина Э. А. (1959). Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 12. — Flint E. A. (1958). Biological studies of some tussockgrassland soils. IX. Algae. Preliminary observations. New Zealand Journ. of Agric. Research., 1, 5. — Florenzano G., W. Balloni, R. Materassi. (1963). Premières recherches microbiologiques des algués du sol. Annals Inst. Pasteur, 105, 2. — John B. P. (1942). An ecological and taxonomic study of the algae of British soils. I. Distribution of the surfacegrowing algae. Ann. Bot. London, 5. — Lund J. W. G. (1945). Observation on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. Part I. New Phytologist, 44, 2 — Rebel C. (1959). Beiträge zur Biologie der Bodenalgen. Diss. Auszug. Dokt. Naturwiss., Fak. allgem. Wiss. Techn. Hochschule, 27. — Schelhorn M. (1936). Zur Oekologie und Biologie der Erdalgen. Naturwissen. u. Landwirtsch. München, 18. — Shields L. M. a. L. W. Durell. (1964). Algae in relation to soil fertility. Bot. Review, 30, III. — Stokes J. L. (1940). The influence of enviromental factors upon development of algae and other microorganisms in soil. Soil. sci., 49, 3—4. — Tittor I. (1956). Untersuchungen über die Bodenmicroflora von Gatersleben und Umgebung. (Mitteldeutsches Lossgebiet). 2 Mitteilung. Untersuchungen über die Verbreitung von Bodenalgen. Kulturpflanze, 4.

Кировский сельскохозяйственный институт.

(Получено 16 X 1967).

УДК 581.524.3 : 631.411.1

Н. С. Зюзь

ЗАКОНОМЕРНОСТИ СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ПЕСЧАНЫХ ЗАЛЕЖАХ

N. S. ZIUZJ. SOME PRINCIPLES OF THE VEGETATION SUCCESSION ON A SANDY LONG-FALLOW LANDS

Растительный покров на мощных дерново-степных глинисто-песчаных почвах (серопесчаных степных, по Б. Б. Полынову) в районе Среднего Дона имеет весьма характерный видовой состав на участках, не подвергавшихся распашке или чрезмерному выпасу, по крайней мере в течение последних четырех-пяти десятилетий. Здесь преобладают плотнокустовые злаки *Festuca beckeri* Hack., *Stipa joannis* Čelak., *Koeleria glauca* DC., а из кустарничков *Thymus odoratissimus* M. B. Рассеянно или одиночными экземплярами встречаются *Potentilla arenaria* Brokh., *Silene parviflora* (Ehrh.) Pers., *Achillea gerberi* Willd., *Centaurea marschalliana* Spreng., *Jurinea polyclonos* DC. (?) и ряд сорных видов, случайных для целинных сообществ. Из кустарников обычен *Cytisus borysthenicus* Grun. Корневищные растения, как правило, отсутствуют, и по-

этому однократная вспашка с полным оборотом пласта сразу приводит к уничтожению всего растительного покрова. На это в свое время указывал еще Г. Н. Высоцкий (1915), а позднее А. Г. Гаель (1930) и В. А. Дубянский (1949).

Многолетний опыт ведения хозяйства на Придонских песках и специально проведенные нами эксперименты показывают, что однократная вспашка дерново-степной глинисто-песчаной почвы не приводит к развитию дефляции; опрокинутая дернина еще в течение многих недель продолжает удерживать почвенные частицы. Напротив, на пашне, оставленной без дальнейшей обработки, всегда появляется травянистая растительность. Она имеет определенный и довольно ограниченный видовой состав (преимущественно однолетники *Corispermum nitidum* Kit., *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Polygonum arenarium* W. et K., *Mollugo cerviana* (L.) Ser. Ранней весной обычна *Draba verna* L. Встречаются также представители более богатых легкосупесчаных и супесчаных почв — *Chenopodium album* L., *Amaranthus albus* L., *Erigeron canadensis* L., *Salsola ruthenica* Iljin, *Plantago arenaria* W. et K., *Syrenia siliculosa* (M. B.) Andrz. и некоторые другие виды.

Сроки появления и густота растительного покрова зависят от времени вспашки, запаса семян в почве или от наличия источников обсеменения. При вспашке целинного участка в мае—июне первые растения появляются через 15—20 дней. В дальнейшем их число возрастает и к концу июля достигает максимума — 5—10 экз. на 1 м². К осени их число несколько сокращается в результате гибели части экземпляров, появившихся во время засухи и во второй половине лета. Разросшиеся «подушки» *Corispermum nitidum* достигают в поперечнике 70—80 см и более и составляют основной фон травостоя. Проективное покрытие почвы равно 40—50%.

При более поздней вспашке травостой из однолетников образуется более изреженный; на участке, вспаханном в середине августа, растительность к осени не появилась совсем. Вероятно, главной причиной этого явилась сухость почвы.

На распаханной многолетней (7—8 лет) залежи, в растительном покрове которой обычно присутствует определенное количество указанных выше однолетников, густота травостоя в первый год оказывается большой: на 1 м² насчитывается до 250—400 растений. Его видовой состав такой же, как и на распаханной целине, однако характер роста и даже внешний вид растений изменяется. Например, побеги *Corispermum nitidum*, *Polygonum arenarium* нарастают вертикально, слабо ветвятся и не принимают вида раскидистых «подушек» или стелющихся плетей. Резко уменьшается средний вес растений (табл. 1). Общий запас вегетирующей массы в сыром состоянии на участке, где была вспахана целина, составил 2—4 т на 1 га, на распаханной многолетней залежи — 2—3 т. По-видимому, это количество является близким к предельному для данного видового состава растительности на бедных дерново-степных глинисто-песчаных почвах в районе Среднего Дона.

На песчаной залежи второго года независимо от состояния почвы до вспашки (целина, многолетняя залежь) травостой имеет большую густоту. Видовой состав сохраняется таким же, как и на однолетней залежи, однако число растений возрастает до 600—800 экз. на 1 м². Растения к концу лета полностью заканчивают вегетацию, они угнетены, высота их в среднем составляет 7—10 (до 15) см. Травостой однороден по составу независимо от рельефа.

Многолетники появляются на залежи уже на второй год в виде редких молодых экземпляров, причем в последующие годы их число увеличивается. Процесс заселения многолетниками длится 10—12 лет, однако и после растительный покров заметно отличается от травостоя на целине меньшей густотой стояния, лучшим состоянием растений.

Наиболее быстро на смену однолетникам приходит *Artemisia inodora* M. B., которая на четырехлетней залежи обычно становится доминирующим видом. Одновременно, но гораздо медленнее поселяются *Silene parviflora*, *Achillea gerberi*, *Gnaphalium arenarium* L., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Tragopogon major* Jack., *Rumex acetosella* L., *Berteroa incana* DC., *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Dianthus polymorphus* M. B., *Potentilla arenaria* Brokh., *Jurinea* sp. и некоторые другие виды. Однако они, как правило, не составляют большинства в травостое, а представлены в виде примеси к *Artemisia inodora* или злакам. Лишь *Rumex acetosella* иногда образует небольшие куртины почти чистого состава.

Многолетние злаки *Festuca beckeri*, *Stipa joannis*, *Koeleria glauca*, *Diplachne squarrosa* Maxim. появляются также на второй-третий год, но их внедрение происходит еще медленнее. Одновременно со злаками поселяются *Cytisus boristhenicus* и *Thymus odoratissimus*.

Однолетники выпадают не сразу. Имея длительный цикл развития на свежераспаханных участках и на однолетней залежи, *Corispermum nitidum*, *Polygonum arenarium* с годами все более угнетаются. Например, на четырехлетней залежи они появляются ранней весной, достигают в высоту всего 2—3 см и к началу лета полностью засыхают. Вызывается это, вероятно, ухудшением водного режима почвы, что обусловлено ее уплотнением и появлением более глубоко укореняющихся видов.

Уплотнение пахотного горизонта наиболее интенсивно идет в первые 2—3 года после вспашки (табл. 2). В дальнейшем этот процесс постепенно затухает и примерно через 40—50 лет плотность пахотного горизонта почвы на залежи становится такая же, как и на целине.

Таким образом, в течение ряда лет на песчаной залежи происходит закономерная смена растительного покрова, которую можно представить в виде ряда фаз (стадий) зарастания. Каждая фаза имеет определенный видовой состав и различную длитель-

ТАБЛИЦА 1

Состав, встречаемость и вес надземной части растительности на песчаной однолетней залежи в зависимости от характера распаханной площади. Вспашка проведена в октябре 1960 г., учет — в июле 1961 г. Верхнедонской лесхоз

Виды растений	Среднее число растений на 1 м²	Встречаемость видов (в %)	Средний вес надземной части одного экземпляра (в граммах)
Распахана целина			
Corispermum nitidum	10.4	100	35.5
Setaria glauca . . .	1.8	90	13.5
Polygonum arenarium	0.6	55	9.7
Mollugo cerviana . .	18.6	100	Не определен
Прочие	0.9	55	» »
Распахана многолетняя залежь			
Corispermum nitidum	82.0	100	1.4
Setaria glauca . . .	163.9	100	0.6
Polygonum arenarium	14.8	90	0.4
Mollugo cerviana . .	15.0	95	Не определен
Прочие	3.0	70	» »

ТАБЛИЦА 2

Уплотнение пахотного слоя дерново-степной глинисто-песчаной почвы на залежи. Образцы взяты на глубине 14—22 см. Вешенский лесхоз

Место взятия образцов	Объемный вес, г/дцм³	Общая скважность (в %)
Пашня, 2.5 мес. после вспашки	1504±38	43.4
1-летняя залежь	1530±15	42.5
Залежь 3.5 лет	1550±6	41.7
Залежь 9 лет	1584±6	40.5
Целина	1650±6	37.9

ТАБЛИЦА 3

Фазы зарастания песчаной залежи

Фазы	Возраст залежи (в годах)	Участие в покрове (в %)		
		однолетников	многолетников	
			всех	в том числе злаков
Разнотравная (однолетники)	1—2	100	—	—
Разнотравно-полынная	3	60—80	40—20	—
Полынная, полынно-разнотравная . . .	4—5	30—20	70—80	10—20
Полынно-разнотравно-злаковая	6—10	До 10	90—100	30—40
Злаково-разнотравная	Более 10	—	100	60—80

ность. Представленная в табл. 3 схема смены фаз зарастания песчаной залежи более или менее верна для почв, не подвергавшихся дефляции. На полуразбитых и разбитых почвах восстановление растительного покрова (демутация) и видовой состав растительности по фазам (стадиям) будут иными (Иванов, Дрюченко, 1962).

Фазы зарастания, которые проходит песчаная залежь, могут быть в той или иной мере задержаны и даже изменены при наличии выпаса. Соотношение видов в травостое также может изменяться, что не всегда вызывается степенью выпаса. В частности, на залежи 4—5 (до 7) лет иногда встречается полынно-молочайная ассоциация, в которой участие других видов невелико. В некоторых случаях (на более бедных разностях почвы) *Artemisia inodora* не получает явно выраженного господства в соответствующих фазах, однако общее направление процесса демутации всегда остается одинаковым — однолетники (*Corispermum nitidum*, *Polygonum arenarium*, *Setaria glauca*) → *Artemisia inodora* → разнотравье → злаки (*Festuca beckeri*, *Stipa joannis*, *Koeleria glauca*), *Thymus odoratissimus*.

ЛИТЕРАТУРА

Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Тр. Бюро по прикл. бот., 10—11. — Гаель А. Г. (1930). Пески Верхнего Дона. Изв. Гос. геогр. общ., 24, 1. — Дубявский В. А. (1949). Пески Среднего Дона и использование их в сельском и лесном хозяйстве. — Иванов А. Е., М. М. Дрюченко. (1962). Комплексное освоение песков.

Донская лесная опытная станция
Всесоюзного н.-и. института лесомелиорации,
ст. Вешенская Ростовской области.

УДК 581.9+581.524.44 (571.53)

Г. А. Пешкова

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРАЙНЕГО ЮГО-ВОСТОКА ДАУРИИ (НЕРЧИНСКО-ЗАВОДСКОЙ РАЙОН)

Даурия[1] характеризуется преобладанием в ландшафтах пижмовых степей, которые в соответствии с новой номенклатурой (Флора СССР, т. 26, 1961) следует называть нителистниковыми (из *Tanacetum sibiricum* L.=*Filifolium sibiricum* (L.) Kitam). Но название пижмовые степи уже прочно вошло в геоботаническую литературу, поэтому, следуя традиции, мы называем степи из *Filifolium sibiricum* пижмовыми.

Пижмовые степи занимают склоны гор различной экспозиции, только по северным склонам обычны леса, образованные березой (*Betula platyphylla* Sukacz.) или лиственницей. При этом в южной части лесов их немного и они состоят из березы плосколистной, к северу леса покрывают все большие территории, и пижмовые степи приурочены только к южным склонам, в то время как склоны остальных румбов заняты лиственничниками. По падям и распадкам пижмовые степи уступают место луговой и луговостепной растительности. В южной части по безводным падям обычны вострецовники и остепненоразнотравные луга с небольшой высотой травостоя. По долинам рек — галофитные варианты настоящих и остепненных лугов : бескильницевые, вострецовые, ирисовые (*Iris biglumis* Vahl.), иногда по долинам рек Аргуни, Борзи, Ималка встречаются болотистые плавни (из тростника, водных осок и т. п.). В северной части галофитных лугов становится все меньше. Безводные пади заняты крупнотравными лугами большей частью из *Sanguisorba officinalis* L. и крупного разнотравья: *Trollius ledebourii* Rchb., *Veratrum lobelianum* Bernh. и др. По долинам рек распространены ячменные, лисохвостные, шмидтоосоковые, безжилковоосоковые и другие торфянистые и болотистые луга.

Очень обычны в Даурии заросли кустарника различных видов. По северным склонам и по падям с близким залеганием сезонной или устойчивой мерзлоты появляются ерниковые заросли из *Betula gmelini* Bge. По крутым и обрывистым южным склонам с крупнообломочным материалом на поверхности часты заросли из *Ulmus macrocarpa* Hance; южные склоны с песчаными почвами характеризуются присутствием зарослей из *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. На опушках лесов и по склонам гор в лесостепной полосе распространены заросли из *Spiraea pubescens* Turcz. На тяжелых суглинистых почвах по равнинным и слабохолмистым участкам встречаются заросли из *Dasiphora parvifolia* (Fisch.) Juz.

---

[1] Под Даурией понимается лесостепная и степная территории юго-восточного Забайкалья и северо-восточной оконечности Монголии, где ландшафтную роль играют пижмовые степи, лиственничные и березовые леса.

Общие закономерности размещения растительности Даурии несколько нарушаются на крайнем юго-востоке в районе пос. Нерчинский Завод (в радиусе 30—100 км), за Кличкинским хребтом. На первый взгляд кажется, что закономерности остаются прежними, только лиственничные леса по северным склонам здесь отсутствуют. Но близкое знакомство с растительным покровом показывает, что леса здесь образуют не только береза плосколистная, но и особая, весьма своеобразная береза с темно-серой корой и корявыми приземистыми стволами — *Betula dahurica* Pall. Кустарниковые заросли слагают не только виды, обычные для всей Даурии, но также виды, имеющие здесь западную границу ареала, не встречающиеся в остальной части Даурии. Так, обычны, особенно по горным склонам близ Аргуни, заросли из *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd., весьма характерного кустарника из сем. Молочайных. По долинам ручьев и крутым склонам появляются заросли из *Viburnum mongolicum* (Pall.) Rehd. — даурской калины с цельнокрайными овальными листьями; здесь же иногда отмечаются отдельные крупные (2—3 м выс.) кусты *Lonicera chrysantha* Turcz. с красными плодами и невысокий кустарник *Euonymus sacrosancta* Koidz. Кое-где по южным склонам (вдоль р. Серебрянки) встречаются небольшие пятна зарослей из *Euonymus maackii* Rupr.

Как видно, в составе растительности окрестностей Нерчинского Завода обнаружен ряд новых, не свойственных всей Даурии сообществ.

Имеются также отличия и в составе флоры широко распространенных формаций.

Так, пижмовые степи, которым здесь тоже принадлежит основная роль в ландшафте, характеризуются появлением в составе травостоя целого ряда видов, не встречающихся западнее: *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) DC., *Achyrophorus ciliatus* (Thunb.) Sch.-Bip., *Lilium pulchellum* Fisch., *Senecio flammeus* (Turcz.) DC., *Lithospermum erythrorhizon* Sieb. et Zucc., *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitagava, *Scabiosa lachnophylla* Kitag., *Dracocephalum argunense* Fisch. и т. д. Редкие в западной части Даурии *Arundinella anomala* Steud., *Paeonia albiflora* Pall., *Sophora flavescens* Ait., *Spodiopogon sibiricus* Trin. и некоторые другие здесь становятся обычными.

Березовые разнотравные леса также имеют хорошо выраженные отличия в составе флоры. В их травостое появляются новые виды: *Cirsium vlassovianum* Fisch., *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Adenophora sublata* Kom. и др. Обильно произрастают *Fragaria orientalis* Losinsk., *Convallaria majalis* L. var. *manshurica* Kom., *Adenophora stenanthina* (Ledeb.) Kitagawa, *A. tetraphylla* (Thunb.) Fisch.; эти виды изредка встречаются и западнее, но нигде не бывают так обильны, как в Нерчинско-Заводском районе.

По сухим падям и распадкам располагаются крупнотравные луга, которые не имеют аналогов в остальной части Даурии. Их образуют высокие, пышно разрастающиеся *Paeonia albiflora*, *Dictamnus dasycarpus* Turcz., *Patrinia scabiosifolia* (Trev.) Link, *Bromus richardsonii* Link, *Melica turczaninoviana* Ohwi, *Vicia pseudorobus* Fisch. et Mey., *Vicia japonica* A. Gray и др., в основном маньчжурские виды.

В широко распространенных в Даурии различных типах лугов, развивающихся по долинам рек и по избыточно увлажненным падям, появляются влаголюбивые виды, ареал которых имеет здесь западную границу, например *Ligularia fischeri* (Ledeb.) Turcz., *Veratrum dahuricum* (Loes.) Turcz., *Lychnis fulgens* Fisch., *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Maxim., *Filipendula angustiloba* (Turcz.) Maxim., *F. intermedia* (Glehn) Juz., *Kalimeris incisa* (Fisch.) DC., *Plathanthera freynii* Kranzl. Обильно произрастают виды, редкие в Даурии, — *Lilium dahuricum* Ker.-Gawl., *Gentiana triflora* Pall., *Angelica viridiflora* (Turcz.) Benth., *A. czernaevia* (Fisch. et Mey.) Kitagawa, *Limnorchis hologlottis* (Maxim.) Nevski, *Cimicifuga simplex* Wormsk.

Крутые каменистые и скалистые склоны в окрестностях пос. Нерчинский Завод чаще всего сложены известняками. Северные склоны их облесены, южные же покрыты зарослями из *Ulmus macrocarpa* с отдельными кустами *Viburnum mongolica*, *Lonicera chrysantha*, *Ribes diacantha* Pall. Под пологом кустарников растут *Melica turczaninoviana*, *Rubia cordifolia* L., *Viola variegata* Fisch., *Angelica amurensis* Schischk., *Pycnostelma paniculata* (Bge.) K. Schum.; по расщелинам скал в затененных местах отмечаются *Cheilanthes argentea* (Gmel.) Kunze, *Asplenium rutamuraria* L., *Camposorus sibirica* (Rupr.) Hook. На вершинах гор с обильным обломочным материалом на поверхности часто отмечается очень интересный злак — *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack.

Итак, в Нерчинско-Заводском районе во всех растительных сообществах появляется ряд видов, основные ареалы которых находятся вне пределов Читинской области (по западным предгорьям Большого Хингана, включая Северный Китай, так называемую Маньчжурию, и иногда Дальний Восток, в пределах Приханкайской равнины).

Tripogon chinensis
Veratrum dahuricum
Lilium pulchellum
Asparagus schoberioides Kunth.
Plathanthera freynii
Betula dahurica
Minuartia laricina (L.) Mattf.
Lychnis fulgens
Cimicifuga dahurica
Aruncus asiaticus Pojark.
Filipendula angustiloba
Sophora flavescens
Dictamnus dasycarpus
Securinega suffruticosa
Euonymus maackii
Euonymus sacrosancta
Pycnostelma paniculata
Lithospermum erythrorhizon
Trigonotis myosotidea Maxim.
Dracocephalum argunense

Galium dahuricum Turcz.	*Aster maackii* Rgl.
Viburnum mongolica	*Kalimeris incisa*
Lonicera chrysantha	*Senecio flammeus*
Scabiosa lachnophylla	*Cirsium vlassovianum*
Adenophora sublata	*Achoryphorus ciliatus*
Platycodon grandiflorus	

Нередко виды, весьма распространенные в Даурии, в Нерчинско-Заводском районе, замещаются близкими, викарирующими видами (жорданонами), например:

Обычные в Даурии	Викарные в Нерчинско-Заводском районе
Stipa sibirica Lam.	*S. effusa* (Maxim.) Nakai.
Helictotrichon schellianum (Hack.) Kitag.	*H. dahuricum.*
Lithospermum officinale L.	*L. erythrorhizon.*
Dracocephalum ruyschiana L.	*D. argunense.*
Erysimum altaicum C. A. M.	*E. aurantiacum* (Bge.) Maxim.
Iris sibirica L.	*I. orientalis* Thunb.
Scabiosa comosa Fisch.	*S. lachnophylla.*
Majanthemum bifolium (L.) Schmidt.	*M. dilatatum* Nesl. et Macbr.

Викарные виды близки к даурским, но в то же время отличаются от них более крупными размерами. Так, например, *Scabiosa lachnophylla* представляет собой крупный густоопушенный вид с лировидными листьями, близко родственный слабоопушенной низкой *S. comosa* с листьями, рассеченными на узкие доли. Высокий, широколистный *Helictotrichon dahuricum* очень близок к *H. schellianum*, отличаясь от него более крупными размерами всех частей. Широко распространенный в Даурии *Majanthemum bifolium* очень мало отличим от *M. dilatatum*, свойственного окрестностям Нерчинского Завода.

Мелкоцветковый невысокий *Dracocephalum ruyschiana* замещается близким к нему *D. argunense*, характеризующимся крупными цветками и большей высотой всего растения. В связи с этим уместно было бы привести цитату В. Л. Комарова, который писал: «. . . обилие осадков положило сильный отпечаток как на систематический состав, так и на habitus большинства растений маньчжурской флоры. Особенно это бросается в глаза, если сравнить разности одного и того же вида (сейчас их рассматривают как отдельные виды, — *Г. П.*), свойственные одна Даурии и Монголии, другая Маньчжурии. Можно подумать, что имеешь дело с растениями, выросшими в искусственной обстановке физиологического опыта: одно в атмосфере, насыщенной парами, другое при условиях усиленного испарения и недостатка влаги» (Комаров, 1949 : 13).

Большая часть Даурии находится в крайне засушливых условиях климата, что накладывает отпечаток на состав флоры и обусловливает ее крайне ксероморфный облик.

Нерчинско-Заводский же район, пограничный с предгорьями Большого Хингана, оказался в несколько лучших условиях увлажнения: здесь выпадает больше осадков (360.5 мм в год в с. Нерчинский Завод, тогда как в центре Даурии, в с. Агинском, — 279 мм); в зимнее время, с середины декабря до апреля, снеговой покров имеет толщину более 10 см (в остальной части Даурии снеговой покров не превышает 10 см, а иногда и совсем отсутствует — сдувается со склонов в пади).

Условия увлажнения, видимо, и явились основной причиной, благоприятствующей сохранению в Нерчинско-Заводском районе большого количества маньчжурских видов, а иногда и сообществ (из *Betula dahurica*, *Viburnum mongolica*, *Securinega suffruticosa* и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л. (1949). Избранные сочинения, т. III. — Флора СССР. (1961). Т. 26.

Восточно-Сибирский
биологический институт,
г. Иркутск.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9+581.524.44 (439)

E. G. Bobrov (a review). Soó Rezsö. A magyar flora és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve, II (Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae, II), 1966. (**Р. Шоо.** Систематико-геоботаническая сводка по флоре и растительности Венгрии, II, 1966).

С этим выдающимся сочинением члена Венгерской Академии наук проф. Рудольфа Шоо познакомил советских ботаников Е. М. Лавренко в обстоятельной рецензии («Ботанический журнал», 51, 8, 1966 : 1187—1189), посвященной первому тому этого пятитомного издания.

В первом томе, содержащем вводные разделы и главы о растительности, содержится справочный материал на немецком и английском языках, делающий доступной работу акад. Шоо, написанную по-венгерски, и советским исследователям. Рецензия Е. М. Лавренко представляет собой для советских ботаников превосходное введение к сочинению Шоо.

Первый том этого издания очень интересен и в плане собственно ботаникогеографическом. В нем предложено ботаническое районирование Венгрии, выделены 26 единиц, с флористической и фитоценотической характеристикой каждой из них и дан перечень множества определенно очерченных единиц растительности страны, с их классификацией (по Браун-Бланке) от классов до субассоциаций и даже фаций. Здесь помещены, кроме того, мохообразные, папоротникообразные и голосемянные.

Второй том посвящен части двудольных, к которой, по системе акад. Шоо, относятся 18 порядков, охватывающих кроме раздельнолепестных и часть спайнолепестных.

Характернейшей чертой новой сводки венгерской флоры, как подчеркивается и в рекламных проспектах, является то, что она представляет собой «подробнейшую микротаксономическую и фитосоциологическую флору» в ботанической литературе нашего времени. И это совершенно верно, так как здесь с чрезвычайной подробностью и многосторонне охарактеризованы все основные таксономические единицы.

Вслед за видовым названием, с указанием даты его установления, сообщаются синонимы вида и его подразделения; указаны подвиды, разновидности, подразновидности, формы, лузусы (lusus), уродства (monstrositas), приводятся их синонимические названия, с именами авторов, датами их установления и краткими характеристиками. В особых рубриках даются кариологические справки, сведения по биологии, характеристике распространения вида по стране, указывается принадлежность вида к определенному географическому элементу, даются экологическая характеристика и справка ценологическая с перечнем ассоциаций, элементом которых вид является. Эти данные во многих случаях дополняются сведениями о медицинском применении и фармакопейных названиях растений, о том или ином хозяйственном их значении.

Указанная информация, едва ли не исчерпывающая, так разнообразна и интересна, что новая «Флора Венгрии» может быть использована как превосходный справочник о растениях Средней Европы, очень полезный ботаникам прилежащих стран.

Рецензируемая «Флора» охарактеризована самим автором как «микротаксономическая». За этим эпитетом скрывается своеобразное сочетание старых политипических представлений, характерных для среднеевропейских флористов начала века и входящего в моду применения категории подвид, по примеру того, как это делают некоторые зоологи. Старый политипизм с его многоступенчатыми классификационными построениями всем хорошо известен по среднеевропейской флоре Ашерсона и Гребнера и многим монографическим работам начала века. Что касается применения категории подвид, то оно стало «модным» в связи с опытом первого тома английской «Флоры Европы». Мода эта, мы полагаем, скоро пройдет, как и всякая другая мода.

Обратимся к тому, как «микротаксономический» принцип применяется практически. Посмотрим, как представлены в этом плане самые обычные растения.

Caltha palustris L. — подвидов 4 (все они в Венгрии), у первого 4 разновидности, у третьего их 6, у четвертого 1; кроме того, отмечено более 20 форм и несколько лузусов.

Nigella arvensis L. — разновидностей 2, форм 8, лузусов 3.

Hepatica nobilis L. — разновидностей 2, форм 4, лузусов 5.

Anemone nemorosa L. — подвид 1, разновидностей 2, у типовой из них форм 14, лузусов 4, уродств 4.

Adonis vernalis L. — форм 5, кроме типовой, а лузусов 4.

Tilia argentea Desf. (у нас этот вид определяют как *T. tomentosa* Moench) — подвидов 2 (оба в Венгрии); типовой подвид имеет 11 разновидностей, 27 форм.

Tilia platyphyllos Scop. — подвидов 5 (все распространены в Венгрии); у первого 13 разновидностей, у второго их 14, у третьего 10, у четвертого 11, у пятого 6, число форм достигает 100, есть субформы. Из наших видов сюда отнесены западноукраинская *T. cordifolia* Bess. (у Шоо — это ssp. *grandifolia*) и *T. caucasica* Rupr. (у Шоо— это ssp. *caucasica*). Интересно то, что тот и другой виды отнесены В. П. Малеевым во «Флоре СССР» к разным видовым рядам.

Trifolium fragigerum L. — подвидов 2; у одного (типового) 8 форм, 1 лузус, 1 уродство; у другого 1 форма. Подвидами считаются *T. fragiferum* L. и *T. bonnanii* Presl. На наш взгляд, это два замещающих вида, относящихся к одному видовому ряду; виды эти географически хорошо очерчены, обладают обширными ареалами и настолько хорошо различаются, что при плодах их можно различить на ощупь.

Trifolium incarnatum L. представлен двумя разновидностями, одной формой и четырьмя лузусами. С нашей точки зрения, *T. incarnatum* есть культурный вид, прародителем которого является дикорастущий *T. molineri* Balb., и не следует номенклатурно подчинять дикорастущее растение культурному, т. е. именовать его *T. incarnatum* var. *molineri* (Balb.) DC. Если принимать во внимание генетические отношения видов (а это и составляет важнейшую задачу систематики), то следует культиген (*T. incarnatum*) подчинить его прародителю (*T. molineri*).

Dipsacus silvester Huds. — представлен четырьмя формами. Для этого вида, однако, есть приоритетное линнеевское название — *D. fullonum* L. (ср. «Фл. СССР», 24, 21).

Cephalaria pilosa (L.) Gren. et Godr. — этот вид несомненно относится к роду *Dipsacus*, и его нужно называть *D. pilosus* L. (=*Dipsacella pilosa* [L.] Sojak).

Последние два примера показывают, что в рецензируемой работе изредка встречаются классификационные и номенклатурные неточности.

Нельзя не обратить внимания на то, как представлены в новой флоре Венгрии апомикты. Из манжеток (*Alchemilla*) здесь указано всего лишь 8 видов, причем все они пронумерованы, т. е. представлены как полноправные члены флоры Венгрии. Казалось бы, что в этой стране, отчасти горной, набор видов манжеток должен быть по меньшей мере вдвое бо́льшим. В то время как апомикты манжетки включены в общую нумерацию видов, другие же из них, как например многие ежевики — *Rubus* и рябины *Sorbus*, хотя и помещены в кратких ключах, но лишь упомянуты и не включены в общую нумерацию. Эти группы видов оказываются дискриминированными.

Нет нужды сообщать о наших частных несогласиях с точкой зрения автора по отдельным мелким вопросам. Да и сказанное, конечно, нисколько не уменьшает значительности труда акад. Шоо и огромной важности его сочинения. Новая «Флора Венгрии» несомненно займет выдающееся место в западноевропейской флористической литературе и станет превосходным справочником для европейских ботаников.

Как мы уже отмечали, важнейшая черта этого сочинения, положенная в его основу, — это политипическая концепция вида. Опубликованный труд акад. Шоо интересен как для автора этих строк, так и для многих других советских ботаников еще и потому, что мы стоим на противоположных позициях, мы — монотиписты. Монотипическая концепция, как известно, положена в основу «Флоры СССР», этого крупнейшего исследования нашего века. Эта концепция, характерная для русской или советской школы систематиков растений, называемой иногда школой Комарова, не есть что-то случайное и недавно возникшее, как это иногда полагают. Напротив, эта концепция является суммированием представлений и обобщений, накопленных на протяжении века при изучении растений нашей обширной страны.

Преемственное развитие монотипической концепции легко прослеживается от А. А. Бунге через К. И. Максимовича, С. И. Коржинского и В. Л. Комарова до авторов «Флоры СССР». Об ее развитии мы уже писали («Ботанический журнал», 44, 11, 1959), равно, как и о том, что она могла появиться лишь в обширной стране, в которой может быть прослежена пространственная дифференциация видов-рас, группирующихся в естественные ряды, в такой стране, исследователи которой могут мыслить только географически («Ботанический журнал», 50, 10, 1965).

В странах Западной Европы, территориально сравнительно небольших, невозможно проследить указанную дифференциацию видов. Стремление различать растения привело на Западе к открытию их значительной изменчивости, попытка суммирования которой дала сложно и произвольно подчиненные подразделения ниже вида; отсюда — все эти подвиды, разновидности, подразновидности, формы, подформы, лузусы и пр. Развитию политипизма в конце XIX века очень способствовало также искажение представлений о трансформизме организмов; трансформизму было придано преувеличенное значение.

Мы знаем, однако, что истинный, т. е. конкретный, вид (=раса) монотипичен, что внутривидовые подразделения, иногда устанавливаемые для него, лишь отчасти выражают его истинную изменчивость, что они произвольны, субъективны и не образуют какой-нибудь системы, что его изменчивость, как правило, не имеет классификационного значения и обычно, с точки зрения систематики, не заслуживает внимания;

в то же время конкретный вид, при его монотипичности, неисчерпаем в его популяционной и индивидуальной изменчивости.

С точки зрения монотиписта, нет особой нужды в микротаксономии, хотя в некоторых случаях, конечно, нужно самое тщательное изучение изменчивости видов и существующих в природе форм. Ведь в селекционной практике находят применение многие формы и даже уродства растений.

Ранее было сказано, что монотипическая концепция вида, с учением о расе как конкретном виде и с методом видовых рядов, могла возникнуть и развиться в очень обширной стране, где внимательные исследователи, мыслящие географически, могли проследить дифференциацию видов в пространстве. Мы можем в таком случае предположить, что там где исследования проводятся в аналогичной обстановке, где принимается географическая концепция вида, должны возникнуть или возникают сходные идеи.

В том, что это именно так, нетрудно убедиться. Достаточно обратиться к интереснейшему исследованию американского автора Пэра Акселя Ридберга — «Флора Скалистых гор» 1922, 1954 (Per Axel R y d b e r g. Flora of the Rocky Mountains, ed. 1 1922, ed. 2, 1954). Исследование Ридберга охватывает обширную горную страну, включающую громадную, сильно расчлененную территорию нескольких западных штатов. Автор этого исследования, изучая виды, населяющие эту страну, их распространение и дифференциацию, пришел, очевидно под давлением самого материала и непосредственного исследовательского опыта, к выводам, очень близким к нашим и в сущности их повторяющим, как то можно видеть из его работы.

В этом легко можно убедиться, обратившись к обработкам больших (по числу видов) родов этой «Флоры».

Из рода *Lupinus* во «Флоре Скалистых гор» 80 видов. Они разделены в ключе на 19 групп, каждой из которых дано особое название по одному из отнесенных в группу видов. Вот эти названия: *Pratenses*, *Polyphylli*, *Parviflori*, *Sulphurei*, *Calcarati*, *Argophylli*, *Albicaules*, *Foliosi*, *Ornati*, *Lepidi*, *Cytisoides*, *Amnophylli*, *Cyanei*, *Leucophylli*, *Candicantes*, *Monticolae*, *Caespitosi*, *Concinni*, *Pusilli*. Определение видов люпинов ведется далее по ключам, составленным для каждой группы отдельно.

Из рода *Trifolium* [1] в этой «Флоре» 47 видов. Они разделены на 13 групп, также названных по соответственным видам: *Macrocephala*, *Agraria*, *Plumosa*, *Pratensia*, *Longipedia*, *Altissima*, *Repentia*, *Nana*, *Gymnocarpa*, *Dasyphylla*, *Andina*, *Parryana*, *Involucrata*. Далее определение видов ведется по этим группам.

К роду *Carex* относятся 162 вида, составляющих 46 групп; каждой из них и здесь дано свое название.

Род *Pentstemon* (*Scrophulariaceae*) охватывает 97 видов, разделенных на 20 групп.

Род *Castillea* (*Scrophulariaceae*) охватывает 61 вид, разделенный в свою очередь на 16 групп.

Ключи для этих норичниковых, равно как и для осок, сделаны по тому же принципу: ключ для определения видовых групп, а далее определение ведется по каждой группе отдельно. Так же как это было у родов из Бобовых, каждой группе и здесь дано название по одному из ее видов.

Рассматривая обработки названных родов у Ридберга, можно убедиться в том, что они совершенно подобны обработкам К. И. Максимовича. У Ридберга, как и у Максимовича, мы видим объединение видов в естественные группы, каждая из которых названа по наиболее характерному виду, видим даже одинаковое грамматическое согласование этого эпитета с родовым. Все это настолько похоже, что возникает вопрос: не у Максимовича ли перенял Ридберг этот прием? Последнее, впрочем, не очень существенно.

Существенно же то, что Ридберг выступает как монотипист, что его группы почти отвечают нашим видовым рядам и что он видит в природе естественное группирование видов. Мы можем заметить также, что он наблюдал и дифференциацию их по территории. Виды его «Флоры», по-видимому, конкретны, т. е. они очень близки к видам-расам советских авторов. Хотя Ридберг в названной «Флоре» нигде не формулирует свои представления и не дает определения своих групп и понимания вида, но все это совершенно ясно из обработок названных выше родов.

В заключение следует сказать, что авторы новейших обширных флор должны будут в процессе работы, под давлением самого материала, принять монотипическую концепцию вида и так или иначе склониться к представлениям советских ботаников. Это относится прежде всего к молодым авторам «Флоры Европы», взявшим на себя обработки крупных родов. В первом томе названной «Флоры» уже можно видеть близость некоторых из них к монотипизму и к нашим представлениям. На этот путь, мы полагаем, встанут и авторы «Флоры Северной Америки». Они могут обратиться при этом к опыту Пэра Акселя Ридберга, автора интереснейшей «Флоры Скалистых гор».

Что же касается сложных внутривидовых подразделений, то в них нет нужды. Линней был глубоко прав, указав на то, что «разновидности могли бы быть исключены из ботаники» — «excludi possent varietates e re herbaria» — Linnaeus.

Е. Г. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 III 1968).

[1] Новосветские клевера относятся фактически к двум другим родам (Ботанический журнал, 52, 11, 1967 : 1597).

Siro Kitamura. Additions and Corrections to the Flora of Afghanistan. Results of the Kyoto University Scientific Expedition to the Karakoram and Hindukush, 1955, v. VIII. Kyoto, 1966 : 67—154. **(Сиро Китамура.** Дополнения и исправления к Флоре Афганистана. Труды научной экспедиции Киотского университета в Каракорум и Гиндукуш в 1955 г., т. VIII. Киото, 1966).

I. A. GUBANOV (A REVIEW). *SIRO KITAMURA*. ADDITIONS AND CORRECTIONS TO THE FLORA OF AFGHANISTAN (1966)

Одной из важнейших работ японских специалистов, совершивших экспедицию в Каракорум и Гиндукуш в 1955 г., явилось составление «Флоры Афганистана» (S. Kitamura «Flora of Afghanistan», 1960), опубликованной во 2-м томе трудов экспедиции. Эта работа имеет большое значение для советских ботаников, охватывая крупный район, граничащий с СССР. Известный знаток флоры Средней Азии И. Т. Васильченко сделал обстоятельный разбор этой работы и дал ей высокую оценку (Бот. журн., т. 46, № 8, 1961 : 1218—1220).

Предмет настоящей рецензии — продолжение «Флоры» С. Китамура, опубликованное в 8-м томе трудов Каракорумско-Гиндукушской экспедиции Киотского университета. Рецензируемый труд представляет сводку дополнений и исправлений к «Флоре Афганистана», и знакомство с ним совершенно обязательно для всех, пользующихся названной монографией.

В числе причин, побудивших автора выпустить специальные «дополнения и исправления», нужно назвать следующие. Во-первых, в последние годы с территории Афганистана и прилежащих к нему районов рядом специалистов описано много новых видов (N. L. Bor, A. Gilli, T. Hashimoto, A. Patzak, K. Rechinger, H. Riedel, P. Wendelbo и др., стр. 67). Во-вторых, из Афганистана доставлены новые гербарные коллекции, среди которых автор особенно выделяет сборы названных выше ботаников, а также японского зоолога Йоси (R. Yosii), шведского зоолога Линдберга (K. Lindberg) и др. (стр. 67). В-третьих, такие флористические сводки, как последние тома (26—30) «Флоры СССР», «Флора Таджикской ССР» (тома 1—2), «Flora Iranica» (1963—1965), «Symbolae Afghanicae, V» (1963) и другие, вышедшие после 1960 г., заставили автора пересмотреть номенклатуру и географическое распространение некоторых таксонов.

Всего в «Дополнения» включено 507 новых для Афганистана видов растений, в том числе 2 из голосеменных, 117 из однодольных и 388 из двудольных. Таким образом, в составе флоры этой страны С. Китамура насчитывает теперь 3187 видов растений вместо 2680, приведенных им в 1960 г.

Для наглядности привожу сведения по отдельным группам, классам и наиболее крупным семействам.

Данные по видовому составу

Таксоны выше семейства	1960 г.	1966 г.	Семейства	1960 г.	1966 г.
Gymnospermae . .	14	16	*Compositae* . . .	432	459
Monocotyledoneae	397	514	*Leguminosae* . . .	346	357
Choripetalae . . .	1254	1471	*Gramineae* . . .	165	250
Sympetalae . . .	1015	1186	*Cruciferae* . . .	188	202
			Labiatae	160	167
Всего . . .	2680	3187			

Общий план «Дополнений» не отличается от «Флоры». После короткого предисловия (стр. 67—68) следует систематический список по системе Энглера (стр. 68—153); заканчивается труд библиографией из 16 источников (стр. 153—154). Названия новых для флоры Афганистана видов набраны полужирным шрифтом, тогда как названия видов, для которых приводится лишь дополнительные сведения или номенклатурные исправления, обычным шрифтом. Это позволяет легко находить вновь включаемые во «Флору Афганистана» виды.

Как и во «Флоре», обработку некоторых семейств в «Дополнениях» выполнили другие специалисты (J. Ohwi — *Gramineae*, *Cyperaceae*; M. Tamura — *Ranunculaceae*; M. Midushima — *Caryophyllaceae*; H. Hara — *Saxifragaceae*; G. Murata — *Labiatae*; T. Yamazaki — *Scrophulariaceae*). Наиболее существенному пересмотру подвергнуто сем. *Gramineae*: вновь включено 85 видов (34% всего состава семейства), для 20 видов приведены новые сведения, 5 видов переименовано и т. д. Много видов приведено вновь и для других крупных семейств, например *Umbelliferae* пополнились 66 видами, *Boraginaceae* — 52, *Plumbaginaceae* — 26, *Chenopodiaceae* — 25, *Euphorbiaceae* — 20, *Orobanchaceae* — 19, *Ranunculaceae* — 17, *Caryophyllaceae* — 16. Предвидение И. Т. Васильченко (1961 г.), что состав флоры Афганистана после устранения неизбежных для крупных сводок пропусков должен достигнуть 3000—3200 видов, подтвердилось — уже первое дополнение показало, что во флоре Афганистана не менее 3187 видов. Вероятно, и это число в недалеком будущем заметно возрастет.

В рецензируемой работе описаны: 2 новых вида — *Astragalus yossianus* Kitamura (стр. 103, рис. 1) и *Chondrilla yoshii* Kitamura (стр. 144—146, рис. 4); 3 новых разновидности — *Clematis chrysantha* Ulbr. var. *paucidentata* Tamura (стр. 92), *C. chrysantha* Ulbr. var. *monantha* Tamura (стр. 92) и *Macrotomia euchromon* (Royle) Pauls. var. *angustifolia* Kitamura (стр. 129); осуществлены 2 номенклатурные комбинации — *Roegneria canaliculata* (Nevski) Ohwi и *Gentiana asyneumoides* (Riedl) Kitamura, а также воспроизведены латинские диагнозы 2 новых видов — *Heracleum yoshii* Kitamura (стр. 117—118, рис. 2) и *Marrubium diabense* Murata (стр. 133, рис. 3).

Интересно, что Китамура в «Дополнениях» включает сем. *Cupressaceae* в *Taxodiaceae* (стр. 68), так как виды обоих семейств содержат одинаковые бифлавоны и развитие мужского гаметофита у них сходно, что подтверждено с помощью электронного микроскопа. Любопытно также, что в «Дополнениях» Китамура ликвидирует род *Lasiagrostis* Link, перенеся относящиеся к нему виды в род *Stipa* L. (стр. 77).

В целом «Дополнения и исправления», как и сама «Флора Афганистана» С. Китамуры, выполнена на высоком научном уровне и представляет собой важный источник знакомства с растительным миром дружественного Афганистана. К сожалению, автор, по всей вероятности, не сумел познакомиться с рецензией И. Т. Васильченко (1961 г.) на свой труд, так как конкретные замечания последнего остались без ответа.

Попутно отмечу, что в том же 8-м томе трудов экспедиции помещены две статьи (M. Hirano) о водорослях Афганистана (стр. 15—66).

И. А. Губанов.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных растений, Московская обл.

(Получено 5 II 1968).

N. T. Mirov. The Genus *PINUS* New York, The Ronald Press Company, 1967. VIII + 602 p. **(Н. Т. Миров.** Род Pinus).

L. I. MALYSHEV (A REVIEW). *N. T. MIROV*. THE GENUS *PINUS* (1967)

После опубликования первой монографии о соснах, написанной Георгом Шо (G. R. Shaw «The Genus *Pinus*», 1914 г.), накоплен обширный дополнительный материал. В частности, изучением терпеновых соединений у сосен продолжительное время занимался Н. Т. Миров, автор рецензируемого труда. [1]

Книга Мирова состоит из 10 глав, каждая из которых завершается выводами или заключением (кроме первой главы) и списком упомянутой в тексте литературы. В конце монографии помещен объединенный указатель латинских названий растений, биологических терминов, наименований химических веществ, географических названий и фамилий исследователей.

Первая глава: «История познания сосен от Теофраста до конца XIX века».

Вторая глава: «Палеоботаника и палеогеография». Первые достоверные ископаемые остатки датируются юрским периодом. В меловом периоде несомненна окончательная дифференциация на подроды *Haploxylon* и *Diploxylon*. В третичном периоде сосны далеко к югу еще не распространились (не найдены южнее 32° с. ш.).

Третья глава: «География». Для каждого из 105 видов, составляющих род, и двух видов неясного систематического положения указаны распространение, местообитание и эколого-географические особенности. Род распространен в северном полушарии, и лишь *P. merkusii* проникает на о. Борнео за экватор. Большим разнообразием видов отличается тихоокеанское побережье Азии и Америки. Наиболее обычные местообитания — горные склоны и плато, 1000—2500 м над ур. м. Некоторые средиземноморские виды родственны гималайским. Калифорния изобилует эндемичными и реликтовыми видами, тогда как высокогорья Мексики и Центральной Америки представляют собой вторичный центр видообразования и гибридизации сосен из подрода *Diploxylon*.

Н. Т. Миров описывает *P. pumila* как «. . . очень маленькое дерево, чаще ползучий кустарник. . .» (стр. 235). В действительности кедровому стланику несвойственна

[1] Уместно напомнить, что первые ботанические исследования Н. Т. Мирова (носившего ранее фамилию Тихомирова) посвящены флоре и растительности о. Ольхон на Байкале (Тихомиров, 1927, 1930 гг.).

древовидность; ветви его приподнимающиеся. Имеется также несколько неточностей в характеристиках других видов.

Четвертая глава: «Генетические аспекты». Все виды диплоидны (2n=24). Известны случаи интрогрессивной гибридизации.

Пятая глава: «Морфология и воспроизведение». Кратко описано внешнее и внутреннее строение растений и онтогенетическое развитие. Особым долголетием (свыше 4600 лет) отличается *P. aristata* (Schulman, 1958 г.).

Миров указывает, что «женская шишечка (мегаспорангиатный стробилус) состоит по существу из оси, на которой расположены яйценосные чешуи» (стр. 379). Это описание неполно. В действительности семенные (яйценосные) чешуи сидят в пазухах кроющих чешуй, которые, однако, в зрелой шишке мало заметны.

Ограниченный объемом книги, Миров не рассматривает эволюцию структуры сосен. Не упоминает он и исследования А. Гегова,[1] который установил вслед за Шнайдером (Schneider, 1913 г.), что зачатки хвоинок появляются в онтогенезе в результате разделения точки роста укороченного побега, тогда как расположенная между ними спящая почка возникает позже.

В книге недостаточно освещено значение анатомического строения хвои для диагносцирования сосен и познания таксономических отношений. Значению структуры хвои посвящены опубликованные в последнее десятилетие статьи Л. И. Малышева (Малышев [1958] «Применение анатомического метода для целей определения сосен и выявления их филогении». Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, вып. 7 : 107—127) и М. Иэриг (M. Jährig [1962] «Beiträge zur Nadelanatomie und Taxonomie der Gattung *Pinus* L.». Willdenowia, Bd. 3, No. 2 : 329—366). Обе статьи в книге не упоминаются.

Шестая глава: «Физиология и экология». Уровень фотосинтеза сосен высокий. У *P. silvestris* и *P. nigra* возможна ассимиляция углекислоты при температуре —6°, дыхание не прекращается при —19° (Freeland, 1944 г.). Многие виды сухо- и светоустойчивы, приспособлены к режиму теплого дня и холодной ночи. Замечательна способность сосен заселять оголенные и нарушенные земли, выступая в роли пионеров.

Седьмая глава: «Химические аспекты». Для познания происхождения, развития и родственных отношений сосен наиболее интересны экстрагируемые вещества. Большинство их (терпены, полифенолы) свойственны всем представителям, но другие соединения, в частности некоторые алкалоиды, обнаружены лишь у отдельных видов. В методическом отношении весьма важна правильная выборка проб, если принять во внимание большую популяционную и индивидуальную изменчивость сосен. Химический состав до сих пор изучен недостаточно.

Восьмая глава: «Химическая география». Выявлены закономерности географического распространения химических соединений на протяжении ареала рода. В частности алкан н-гептан обнаружен только у 9 видов, свойственных Калифорнии и Мексике. Некоторые вещества специфичны для сосен западной части Северной Америки и восточной части Азии, а также для некоторых сосен Средиземноморья.

На наш взгляд, перспективной была бы также попытка установить связь географии химических соединений с ареалами отдельных секций рода.

Девятая глава: «Таксономия». Миров обращает внимание исследователей на необходимость экспериментального подхода к любому таксономическому исследованию, особенно если изучаемые виды находятся в процессе обособления. При этом экспериментальная таксономия должна дополнять классическую и не может быть ей противопоставлена.

Глава содержит ценную информацию о генетическом родстве различных сосен в связи с их химической общностью. По составу флавоноидов ядровой древесины секция *Gerardianae* из подрода *Haploxylon* является переходной к подроду *Diploxylon*. *P. sibirica*, как и *P. pumila*, содержит Δ 3-карен, тогда как *P. cembra* лишена этого терпентина, поэтому едва ли обосновано объединение *P. sibirica* с *P. cembra* на правах разновидности. Наличие терпентина цембрена у *P. albicaulis* с запада Северной Америки, с одной стороны, у *P. koraiensis* и *P. armandii* с востока Азии, с другой, а также у *P. peuce* с Балканского полуострова позволяет понять пути миграции сосен с севера.

Многое предстоит сделать для изучения сосен восточной Азии, в частности до сих пор является загадочной *P. krempfii* — может быть, связующее звено между родом *Pinus* и другими родами сем. Сосновых (*Pseudolarix*, *Keteeleria*). Нуждаются в дополнительном исследовании сосны подрода *Diploxylon* из высокогорий Мексики и Центральной Америки.

Десятая глава: «Заключительные замечания». Разнообразные данные как будто согласно свидетельствуют о том, что центром происхождения сосен был север, вероятно Берингия. Мигрируя к югу, сосны достигли в третичном периоде Мексики и Центральной Америки и расселились с запада на восток. Одновременно они мигрировали из Берингии на юго-восток Азии, а оттуда по древним широтным хребтам — в Средиземноморье. В Европу часть видов могла попасть из Северной Америки через Гренландию и район современных арктических островов.

---

[1] Ат. Гегов (1958). Морфологическая сещност на иглите на представителите рода *Pinus*. Висш. лесотехн. инст., Научни тр., Б : 89—108 (на болгарском языке, немецкое резюме).

В целом монография содержит обширную информацию, хорошо иллюстрирована картами ареалов, схемами и фотографиями. В изложении материала Н. Т. Миров стремился показать также перспективы дальнейшего исследования. Книга полезна для ботаников различного профиля, физиологов растений и лесоводов.

Л. И. Малышев.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Академии наук СССР, г. Иркутск.

(Получено 11 XII 1967).

УДК 019.941 : 002.01 : 575.322/577.7 : 582.5/9

Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. (Под ред. А. А. Уранова). Изд. «Наука», Москва, 1967 : 154. Цена 68 коп.

T. A. RABOTNOV (A REVIEW). ONTOGENESIS AND THE AGE COMPOSITION OF THE POPULATIONS OF FLOWERING PLANTS. (EDITOR *A. A. URANOV*). (1967)

Рецензируемая книга представляет сборник статей, подготовленный к изданию Московским отделением Всесоюзного ботанического общества. В сборник вошло 8 статей сотрудников и аспирантов кафедры ботаники Московского государственного педагогического института (МГПИ) им. В. И. Ленина: вводная статья А. А. Уранова, две статьи (Л. Е. Гатцук и Л. М. Шафрановой), представляющие эволюционно-морфогенетическое направление, развиваемое И. Г. Серебряковым; пять статей (Е. И. Курченко, Н. И. Шориной, О. В. Смирновой, Л. А. Жуковой и И. М. Ермаковой и Л. И. Воронцовой), представляющих популяционно-онтогенетическое направление, развиваемое А. А. Урановым.[1]

В первых двух статьях (Л. Е. Гатцук, Л. М. Шафрановой), посвященных проблеме образования и развития жизненных форм, содержатся ценные данные по онтогенезу растений, которые могут быть использованы и при рассмотрении «популяционно-онтогенетической проблемы», основной для данного сборника. Это придает особую цельность рецензируемой книге, что редко наблюдается даже в «тематических» сборниках. Принимая за основу положения, высказанные ранее автором настоящей рецензии (Работнов, 1945, 1950а, 1950б), редактор сборника А. А. Уранов справедливо отметил, что «принципы выявления возрастного состава популяций, сформулированные и использованные на практике Т. А. Работновым, подлежат дальнейшей разработке, которую, очевидно, целесообразно осуществить применительно к различным жизненным формам» (стр. 6). В соответствии с этим за последние годы под руководством Уранова на кафедре ботаники и в организованной в 1963 г. в МГПИ им. Ленина лаборатории для разработки проблемы «Численность растений и животных и воспроизводство полезных видов» проводилось изучение онтогенеза и состава популяций видов, относящихся к различным жизненным формам.

В сборнике представлены работы по изучению онтогенеза дерновинных злаков — *Alopecurus vaginatus* Pall. (Е. И. Курченко), *Deschampsia caespitosa* P. B. (Л. А. Жукова и И. М. Ермакова) и *Festuca sulcata* Hack. (Л. И. Воронцова); клубне-луковичного вегетативного малолетника *Colchicum speciosum* Stev. (Н. И. Шорина); вегетативно размножающихся корневищевых растений *Carex pilosa* Scop. и *Aegopodium podagraria* L. (О. В. Смирнова); полукустарника *Artemisia lercheana* Web. (Л. И. Воронцова); кустарников *Hedysarum fruticosum* Pall. (Л. Е. Гатцук) и *Potentilla parvifolia* Fisch. (Л. М. Шафранова).

Основным методом исследования было наблюдение в природе, изучение большого числа особей, определение их морфологических признаков, их возраста или возрастного состояния. При изучении возрастного спектра популяций проводился подсчет числа особей отдельных возрастных групп на площадках. При изучении некоторых видов использованы наблюдения в питомниках (лисохвост влагалищный) и опыты с подсевом семян (сныть обыкновенная, осока волосистая). Длительных наблюдений на постоянных площадках для выяснения динамики популяций не проводилось. Не изучались также жизнеспособные семена в почве.

Во всех статьях содержится большой, новый фактический материал и по онтогенезу изученных растений, а в пяти статьях, помимо того, и данные о возрастном

---

[1] Здесь уместно отметить, что на кафедре ботаники МГПИ им. Ленина сформировался один из крупнейших в Москве (а вероятно, и в СССР) и весьма квалифицированный ботанический коллектив (из 52 сотрудников и аспирантов, включая двух профессоров и девять доцентов). Помимо эволюционно-морфологических и популяционно-онтогенетических исследований, здесь ведутся значительные и интересные работы по региональной геоботанике (М. С. Хомутова, М. Н. Соловьева), по флоре и систематике (А. Г. Еленевский, Т. Г. Соколова-Дервиз), по анатомии растений (И. С. Михайловская), по микоризе (Н. А. Дорохова) и пр.

спектре популяций. Содержащиеся в статьях сведения существенно дополняют наши знания по морфологии и биологии ряда видов растений, относящихся к различным экобиоморфам, а также вносят много нового в методику изучения и теорию «состава фитоценотических популяций».

Очень значительным представляется вывод, к которому пришли Н. И. Шорина и О. В. Смирнова, что к вегетативно размножающимся растениям применимы методы анализа фитоценотических популяций (и, в частности, система возрастных состояний), разработанные для видов, размножающихся исключительно семенами. Большое значение имеет то, что Смирновой, вслед за М. С. Снаговской (1965), при изучении возрастного состояния вегетативно размножающихся корневищных растений (сныти обыкновенной, осоки волосистой) «за особь была принята система парциальных кустов, связанных между собой подземными побегами, существующая физически обособленно пространственно, отграниченная от других таких же систем и обладающая собственной корневой системой» (стр. 101). Это принципиально правильное положение имеет лишь один существенный недостаток — большие трудности использования его в практической работе, так как выделение подобных особей связано с большой затратой труда, в особенности при сильном задернении почвы, и с нарушением растительности. В то же время принятие этого положения — единственно правильный путь изучения возрастных состояний и состава популяций у вегетативно размножающихся растений. Смирновой также введены два показателя возрастного состояния особей корневищевых растений, возникающих вегетативным путем: а) отношение числа ассимилирующих розеток к числу отмерших розеток (точнее — не развивающих листьев); б) отношение числа молодых активно растущих корневищ или столонов (отбегов), отходящих от парциальных кустов к числу коммуникационных корневищ, соединяющих отдельные парциальные кусты. Смирнова успешно применила эти показатели для анализа возрастного состояния особей осоки волосистой и сныти обыкновенной.

Интересны наблюдения Шориной, установившей, что у безвременника великолепного жизненное состояние особей, возникших вегетативным путем, зависит от того, из какой почки (верхней или нижней) они возникают.

При характеристике возрастных состояний Смирновой, Шориной, Жуковой и Ермаковой были использованы морфологические признаки не только надземных, но и подземных органов. Подземные органы безусловно необходимо шире использовать при изучении возрастного состояния растений, тем более что в случае «вторично имматурных» или «вторично ювенильных особей» при учете лишь надземных органов можно допустить грубые ошибки, отнести сенильные особи к имматурным или ювенильным.

Жуковой и Ермаковой при изучении щучки дернистой (луговика) установлено постепенное увеличение глубины укоренения от ювенильных до «средневозрастных генеративных» особей, а затем, по мере старения, резкое снижение мощности корневой системы. Ранее аналогичные результаты были получены Н. В. Трулевич (1960). Эти данные имеют большое значение при изучении динамики структуры подземной части ценозов. При изучении возрастных изменений морфологических признаков безвременника великолепного Шорина пришла к очень важному выводу: «Ряд биоморфологических признаков *C. speciosum* Stev. (форма и величина клубнелуковицы, наличие шпоры, структура кроющих чешуй, форма и структура ассимилирующих листьев) носят четко выраженный возрастной характер и сильно варьируют в пределах одной и той же популяции. Такие признаки нельзя рассматривать в качестве диагностических и на основании их выделять лесную форму *C. speciosum* Stev. в особый вид — *C. liparochyadys* G. Woron.» (стр. 97). Систематикам, в частности, при выделении внутривидовых таксонов следует учитывать возможность изменений с возрастом растений их морфологических признаков.

В сборнике приведены данные о расчленении на возрастные группы для восьми видов (лапчатки кустарникового, лисохвоста влагалищного, безвременника великолепного, сныти обыкновенной, осоки волосистой, щучки дернистой, овсяницы бороздчатой, полыни белой), относящихся к различным экобиоморфам.

У всех изученных видов обнаружены ювенильные особи. У всех растений, кроме щучки дернистой (луговика), отмечены имматурные особи, у всех видов, кроме овсяницы бороздчатой и полыни белой, выделены взрослые виргинильные особи. Под имматурными особями (термин А. А. Уранова, 1960) понимаются особи, имеющие переходные признаки от ювенильных к взрослым вегетативным.

Обычно переход ювенильных особей к взрослым постепенен и выражается либо в увеличении числа листьев, либо в изменении их формы, в частности в увеличении рассеченности листовых пластинок. У многих видов с возрастом меняются и число, и форма листьев. Примером отнесения особей к различным возрастным группам на основе числа листьев могут быть данные Шориной по безвременнику великолепному. К ювенильным особям этого вида отнесены растения с одним-двумя зелеными листьями, к имматурным — с тремя, к взрослым вегетативным — с четырьмя-пятью листьями. О. В. Смирнова относила у сныти обыкновенной к ювенильным особи с тройчатыми листьями, а к имматурным — особи, у которых уже появлялись листья пятерного или семерного типа. Таким образом, выделение имматурных особей часто носит условный характер, поскольку признаки, по которым они выделяются, изменяются постепенно. Эта условность особенно велика у злаков, у которых число листьев и их форма у молодых особей относительно мало изменяются с возрастом. Поэтому вполне естественно, что Жукова и Ермакова не сочли возможным выделить у щучки дернистой (луговика) группу имматурных особей. У некоторых видов имматурные особи нельзя

выделить также потому, что их ювенильные особи превращаются во взрослые очень быстро. Это относится к видам, которые лишь в молодом возрасте имеют укороченные надземные побеги (розетки листьев), а затем развивают удлиненные вегетативные и генеративные побеги. Если пребывание в состоянии розетки длится долго и при этом меняются форма и число прикорневых листьев, то выделение «имматурной фазы» возможно. Если же «розетка» представлена одним листом, как это имеет место у некоторых лилейных, то переход от ювенильного состояния во взрослое вегетативное происходит без пребывания в имматурном состоянии.

Не обосновано отсутствие выделения виргинильных взрослых особей у овсяницы бороздчатой и у белой полыни, если выделяются группы имматурных особей. Здесь, очевидно, сказывается влияние Н. В. Трулевич (1960), которая, изучая овсяницу бороздчатую и полынь тяньшанскую в Киргизии, также не выделяла группы взрослых виргинильных особей. Между тем при долголетних наблюдениях за фиксированными особями на постоянных площадках нам только в единичных случаях у некоторых видов довелось наблюдать переход имматурных особей в генеративные. Основная же масса особей многих видов, над которыми велись наблюдения, переходила из имматурного состояния во взрослое виргинильное, а затем в генеративное состояние. Вряд ли овсяница бороздчатая и полынь в природе переходят из имматурного в генеративное состояние, минуя взрослое виргинильное. Возможно, что Л. И. Воронцова, так же как Н. В. Трулевич, слишком широко трактует группу имматурных особей, включая в нее взрослые виргинильные, но это нельзя признать целесообразным.

Группы особей генеративного периода все авторы сборника (с некоторыми отклонениями), следуя Трулевич, разбивают на три группы: а) молодые генеративные особи, б) средневозрастные генеративные особи, в) стареющие генеративные особи. Разделение особей на три группы по возрастному состоянию в пределах генеративного периода безусловно целесообразно. Еще в 1950 г. мы отмечали, что в пределах генеративного периода «можно говорить о периоде нарастания вегетативной и репродуктивной мощности растения, о периоде максимальной вегетативной и репродуктивной мощности и о периоде снижения вегетативной и генеративной мощности» (Работнов, 1950а : 56). Однако предложенные Трулевич названия первых двух групп «молодые генеративные особи» и «средневозрастные генеративные особи» нельзя признать удачными, так как в ряде работ показано, что в естественных ценозах одновозрастные особи одного и того же вида могут сильно отличаться по жизненному состоянию и, наоборот, особи одного и того же возрастного состояния могут иметь различный возраст. Это положение подтверждено наблюдениями Н. И. Шориной над безвременником великолепным и отмечено А. А. Урановым в предисловии к сборнику. Поэтому «молодые» генеративные особи могут по возрасту не отличаться от «средневозрастных» и даже «стареющих», и потому их не следует называть молодыми.

В разделении особей на группы в пределах генеративного периода возникают трудности также в связи с наличием у растений естественных ценозов перерывов в цветении, часто вызываемыми флюктуационными изменениями в условиях произрастания. Это нередко сопровождается такими большими изменениями в мощности вегетативных и репродуктивных органов, которые могут маскировать возрастное состояние. В годы, особенно благоприятные, многие «молодые» и даже «стареющие» особи в результате их пышного развития могут быть отнесены по надземным побегам к «средневозрастным», а в годы, особо неблагоприятные, может наблюдаться противоположная картина. В связи с этим большое значение имеют длительные наблюдения на постоянных площадках над фиксированными особями для выявления признаков, по которым флюктуационные состояния можно отличить от возрастных. Флюктуационные изменения могут особенно сильно маскировать возрастные состояния, видимо, в группе «молодых» и «средневозрастных» особей и в меньшей степени — в группе «стареющих», тем более что при старении особей некоторых жизненных форм происходят необратимые изменения, например образование лысых кустов у дерновинных злаков. Маскировка возрастного состояния при изменении условий произрастания, вероятно, наиболее сильно выражена у особей, не развивающих в данный год генеративных побегов. Поэтому там, где трудно или невозможно разбить на возрастные группы плодоносившие особи, находящиеся в вегетативном состоянии, их целесообразно объединять в одну группу, как это сделано Жуковой и Ермаковой для щучки дернистой (луговика). Эту группу особей Жукова и Ермакова назвали «взрослые вегетативные потенциально способные к плодоношению, но встречающиеся в популяции благодаря перерывам в цветении» (стр. 115) и отнесли к ней «средневозрастные вегетативные и отчасти старые вегетативные особи». Между тем перерывы в цветении у растений, имеющих длительный генеративный период, наиболее часты и наиболее продолжительны в конце этого периода (т. е. у «стареющих» особей), реже они бывают и слабее выражены у особей во время нарастания вегетативной и генеративной мощности (т. е. у «молодых»), и в наименьшей степени — у особей в период их жизненной кульминации (т. е. у «средневозрастных»). Поэтому непонятно, почему Жукова и Ермакова не включили в эту группу «молодые особи» и отнесли к ней в основном «средневозрастные». Неудачно название группы, так как «потенциально способные к плодоношению» особи имеются и среди виргинильных взрослых вегетативных особей, у которых переход к цветению задерживается ценотическими условиями. Поэтому лучше говорить не о «потенциально способных к плодоношению особях», а о «плодоносивших» или точнее «цветших» особях.

Иной подход к расчленению группы особей в пределах генеративного периода у изученного ею безвременника применила Н. И. Шорина. Она не различает «молодых», «средневозрастных» и «стареющих» особей, как это принято у других авторов этого

сборника, а выделяет «слаборазвитые», «средпеоразвитые» и «мощноразвитые» особи. В системе возрастных состояний, принятой Шориной, вслед за «мощноразвитыми генеративными особями» следуют «сенильные растения». Отсутствие переходов между этими группами особей мало вероятно. Выше уже отмечено, что названия групп особей — «молодые генеративные», «средневозрастные генеративные» — неудачны. Наиболее точными были бы названия «плодоносящие (цветущие) или плодоносившие особи в периоде нарастания их генеративной и вегетативной мощности»; «плодоносящие или продоносившие особи, находящиеся в периоде жизненной кульминации (максимальной генеративной и вегетативной мощности)»; «плодоносящие и плодоносившие особи в периоде снижения их генеративной и вегетативной мощности». К последней группе применимо также название «стареющие плодоносящие или плодоносившие особи». Эти названия, однако, довольно громоздки.

Для семи видов из восьми, описанных в сборнике, установлены старческие особи; лишь у копеечника кустарникового они не обнаружены; Л. Е. Гатцук, изучавшая этот вид, считает, что они, вероятно, имеются, но длительность пребывания особей копеечника в сенильном состоянии не превышает одного года. Установление сенильных особей у значительного числа видов, относящихся к различным экобиоморфам, свидетельствует о широком распространении в природе этой группы растений. У сенильных особей некоторых видов отмечены листья ювенильного типа (безвременник великолепный).

Ни в одной статье нет указаний на наличие или отсутствие взрослых покоящихся особей. Очевидно, методика исследования не предусматривала выяснения этого вопроса. Все же, по-видимому, покоящихся особей в изученных популяциях не было или они встречались редко. Иначе при тщательности проведения работы, которой характеризовались все опубликованные исследования, покоящиеся особи были бы обнаружены.

В книге много интересных впервые установленных фактов по биологии изученных растений. К ним можно отнести обнаружение у лисохвоста влагалищного «ложноползучих корневищ» (Е. И. Курченко). Такие корневища ранее наблюдались у овсяницы бороздчатой, щучки дернистой и молинии; по-видимому, могут быть обнаружены и у других дерновинных злаков с интравагинальными побегами. Интересны наблюдения Курченко об изменении формы дерновин лисохвоста влагалищного в зависимости от окружающей среды (в частности от окружающих растений). У лисохвоста, выращенного в питомнике под Москвой из семян, собранных в горном Крыму, уже в трехмесячном возрасте на окончаниях боковых корешков возникли клубеньки. Это доказывает или малую специфичность бактерий, вызывающих образование клубеньков на корнях лисохвоста влагалищного, или подтверждает мнение К. А. Силиной (1960), что клубеньки на корнях лисохвоста следует рассматривать как органы накопления запасных веществ.

В ряде статей имеются интересные данные о длительности жизни и о длительности отдельных периодов жизненного цикла изученных растений.

Отметим некоторые неточности в терминологии.

Неправомерно использование Л. А. Жуковой и И. М. Ермаковой термина «подрост» для обозначения всей группы виргинильных особей (включая проростки, ювенильные и взрослые вегетативные особи); ранее И. Д. Богдановская-Гиэнеф (1926) предложила подростом называть всходы и ювенильные растения, что более точно. Нельзя признать также удачным применение Жуковой и Ермаковой вместо названия «площади оснований» термина «задерненность». Задерненность или задернение — это степень выраженности дернины, т. е. верхнего слоя почвы, густо пронизанного корнями травянистых растений. Площади оснований дерновин щучки, которые определили Жукова и Ермакова лишь косвенно, могут характеризовать задернение.

В целом рецензируемый сборник — крупный вклад в разработку вопросов онтогенеза и состава популяций цветковых растений. Содержащиеся в нем данные значительно расширяют и углубляют имеющиеся представления по онтогенезу и составу популяций. Сборник представит интерес для широкого круга ботаников (морфологов, систематиков, фитоценологов). Некоторые общие вопросы, по которым в сборнике имеются новые, интересные соображения, целесообразно рассмотреть особо.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1926). К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3. — Работнов Т. А. (1945). Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. журн., 4. — Работнов Т. А. (1950а). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, 6. — Работнов Т. А. (1950б). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Проблемы ботаники, 1. — Силина К. А. (1960). Лисохвост луговой и биологические особенности его корневой системы. В сб.: Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. — Снаговская М. С. (1965). Основные черты большого цикла развития и состав популяций желтой люцерны на окских лугах. Автореф. канд. диссерт. — Трулевич Н. В. (1960). Строение куста и состав популяций полыни тяньшанской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. факульт. естествозн. Моск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, 4. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 65, 3.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва.

(Получено 10 XI 1967).

УДК 019.941 : 002.01 : 58.036 : 58

С. И. Радченко. Температурные градиенты среды и растения. 389 стр., 74 рис. Изд. «Наука» (Сибирск. отд. АН СССР). М.—Л., 1966

E. N. BLAGOVESHCHENSKY AND L. A. BOYKO (A REVIEW).
S. I. RADCHENKO. THE TEMPERATURE GRADIENTS OF THE ENVIRONMENT AND THE PLANTS. (1966)

В середине 30-х годов С. И. Радченко, занимаясь овощеводством закрытого грунта, отметил, что при выращивании капустной рассады в парниках ее качество зависело от соотношения между температурой почвы и температурой воздуха. В тех случаях, когда температура почвы (по-видимому, на глубине 10—20 см) была ниже температуры воздуха на 2—3°, качество рассады оказывалось выше. Факт этот нельзя считать твердо установленным (так как во всех работах Радченко статистическая обработка материалов полностью отсутствует), но если он действительно имел место, автор должен был подробно изучить это странное явление и постараться установить, какие именно физические причины обусловливают более мощное развитие корней в холодной почве. Радченко не стал заниматься этой трудоемкой работой, а предпочел провозгласить эту зависимость вновь открытым законом природы и основать новый раздел физиологии, назвав его «учением о градиентах среды и растения». Разработке этого «учения» были посвящены и кандидатская и докторская диссертации автора, а также много журнальных статей, напечатанных в период 1935—1961 гг.

В 1966 г. Сибирское отделение АН СССР напечатало большую книгу С. И. Радченко, которая и является предметом настоящей рецензии. Ниже приводится краткое изложение основных разделов книги.

Первая глава (стр. 6—61) называется «Общие сведения о температурных градиентах»; в ней на полстранице сообщаются некоторые сведения о том, как вообще вычисляются температурные градиенты в метеорологии. Далее помещен следующий абзац: «Так как растения и среда существуют, изменяются и взаимодействуют не только в пространстве, но и во времени (т. е. в суточном режиме и в сезонной динамике температуры, света и атмосферного электричества), то для теории температурного режима среды и растения понадобилось понятие о температурных градиентах во времени. Однако они в науке отсутствовали. В связи с этим нам пришлось разработать ботанические понятия температурных градиентах как во времени, так и в пространстве. Амплитуды этих колебаний или изменений мы назвали температурными градиентами во времени» (sic!).

Абзац этот говорит сам за себя. Он, в частности, показывает, что Радченко, хотя и пишет все время о градиентах (т. е. о векторах), имеет очень слабое понятие о векторном исчислении и даже не знает отличия векторных (ориентированных) величин от величин неориентированных — скалярных. Температура — это скаляр, разность температур — тоже скаляр, и называть амплитуду температур вектором никак нельзя.

Однако подобное объединение принципиально различных явлений помогло автору придать больший «вес» своему учению, а также увеличить объем книги за счет включения в нее разделов, посвященных жаро- и холодоустойчивости растений, а также термопериодизму.

Вторая глава (стр. 63—125) трактует об «эколого-географическом распространении вертикальных температурных градиентов среды и растения». Сначала излагаются данные по тропической зоне, причем речь идет только о вечнозеленых дождевых лесах (гилеях), которые в тропиках занимают относительно небольшие площади; о листопадных сухих лесах, о саваннах и степях ничего не говорится. В «умеренной зоне» отдельно описываются степи, лесостепи, сфагновые болота, пустынные степи и пустыни (леса почему-то пропущены). Особые разделы посвящены тундрам и высокогорьям. Каждый раздел начинается с весьма общего климатического описания, затем приводятся некоторые сведения по «температурным градиентам», и далее следует сводка данных по экологии господствующих видов. По-видимому, все фактические данные, излагаемые автором в этой главе, почерпнуты из литературы. Данных этих много, но изложены они очень беспорядочно. Для характеристики «градиентов» приводится несколько таблиц, но главное место автор уделяет словесным описаниям, часто мало-

понятным, как это видно из следующего примера: «На глубине 15 см и еще больше, на глубине 30—50 см, наблюдается резкое снижение температуры почвы, в результате чего одновременно с указанным положительным градиентом существует значительный отрицательный, вертикальный температурный градиент» (стр. 105). Во многих местах сам термин «градиент» употребляется без всякой нужды, так как речь идет только о разности скалярных величин (о разности температур между атмосферой на высоте 1—2 м и почвой на глубине 0.1—0.5 м). Автору при этом очень не нравится, когда почва бывает теплее воздуха (так как, по его наблюдениям, капустная рассада лучше растет при «отрицательном температурном градиенте»), и он всячески старается доказать наличие отрицательного градиента даже в тропиках. По мнению Радченко, роскошное развитие растительности в гилеях обусловлено в значительной мере тем, что почва там иногда бывает немного холодней воздуха.

В конце главы помещен раздел, названный «Экологическая характеристика вертикальных температурных градиентов среды и растения» (т. е. почти так же, как названа вся глава). Раздел этот, по-видимому, должен был явиться «ключом» ко всему содержанию книги, ибо в нем помещены два больших рисунка, где в живописно-графической форме изображены основные типы температурных градиентов и их изменение при движении от тропиков к полюсам. Оба рисунка, к сожалению, мало понятны. На рис. 30 изображены рядом разные ландшафты, и на них различными вертикальными стрелками показаны разные температурные градиенты, а наклонными стрелками, вероятно, — изменения этих градиентов по широте. На рис. 31 представлены «вертикальные температурные профили градиентов среды». Изображены здесь, по-видимому, эпюры температур воздуха и почвы, но почему-то с левой стороны к ним приставлены их зеркальные отражения, и все это заштриховано. Никаких числовых данных на рисунках нет, а пояснения в тексте составлены коротко и в высшей степени неясно, как то видно из следующих двух примеров. «Степной температурный градиент (П), он значительно ниже лесного днем (д) почти нулевого знака, а ночью (н) положительный в связи с тепловым излучением почвы в это время» . . . «Лесной зимний температурный градиент ($1_з$) со снежным покровом на уровне (с). Он фактически положительного знака, но на уровне почвы почти нулевого значения».

Глава третья (стр. 125—166) называется так: «Значение вертикальных температурных градиентов для жизни растений». Фактически в этой главе рассматриваются различные аспекты отношения растительных организмов к температуре, причем наряду с литературными данными приводятся результаты опытов самого автора. Радченко особенно подробно останавливается на таких статьях, где говорится о благодетельном влиянии охлаждения корней. Такие работы, естественно, немногочисленны, ибо, как правило, деятельность корней активнее при более высоких температурах субстрата (разумеется, если при нагревании воды или почвы не превышается некоторый тепловой оптимум, различный для разных растений). Автор приводит данные А. М. Гурмаза (1941 г.), из которых явствует, что урожай картофеля при температуре почвы 20—23° был почти вдвое выше, чем при температуре 38—40°. Известно, однако, что картофель как горное растение вообще плохо растет при высоких температурах (сходные опыты с теплолюбивым хлопчатником дают обратные результаты).

Вообще же для большинства культурных растений нагревание почвы до 35—40° (которое было принято для «теплых» вариантов опытов) чересчур велико. Если контрольная температура составляла 20°, то для «симметричности» опыта «холодный» вариант должен был иметь температуру 0—5°, а такая температура, несомненно, дала бы еще большее снижение урожайности. В тех же случаях, когда температура почвы в вариантах с «отрицательным температурным градиентом» колебалась около 10°, полученные данные столь мало отличались от контроля, что вряд ли разницу можно считать достоверной.

Вторая половина главы посвящена «влиянию электрического тока на жизнь растения». Автор считает, что «изучение наилучшего соотношения» между «температурным и электрическим потенциалами» «может открыть новую страницу в теории и практике закрытого грунта, а также полеводства на современном уровне науки, электрификации и индустриализации страны». Однако никаких новых данных по этому вопросу в книге нет.

Четвертая глава (стр. 166—201) называется «Биологические основы приспособленности высших растений к вертикальным температурным градиентам». Она в значительной мере повторяет материалы второй главы. Здесь опять на все лады восхваляется «отрицательный температурный градиент» («градиент жизни, молодости, процветания и созидания растений»). Большое внимание уделяется тому факту, что сомкнутый растительный покров, затеняя почву, создает себе «отрицательный градиент» и, следовательно, живет в условиях вечной молодости. Многословно излагаются лесоводственные данные о том, что в разреженных насаждениях, где почва нагревается прямыми солнечными лучами, условия жизни ценозообразователей ухудшаются. Автор считает, конечно, что все дело в прямом влиянии температуры, а о влажности не говорит ничего. Однако для любого непредубежденного человека ясно, что основным прямодействующим фактором здесь является иссушение почвы под действием высоких температур.

Далее несколько страниц посвящено происхождению суккулентности у пустынных растений. Автор считает, что суккуленты — это именно те растения, которые в отличие от всех остальных (адаптированных к хорошему — «отрицательному градиенту») приспособились к плохому — «положительному градиенту». Поэтому у них корневая система не может правильно развиваться, а в процессе эволюции им пришлось выработать специальную уродливую форму роста (чтобы всемерно сократить расход воды на транспирацию).

В конце главы помещен любопытный раздел «Ошибки при определении приспособленности растений к типу температурных градиентов». Дело в том, что результаты многих опытов, проведенных уже после работ С. И. Радченко, не подтвердили его утверждений о всегда благотворном влиянии «отрицательного градиента». Г. А. Самыгин и Р. Л. Винокур (1951 г.) показали, в частности, что лимоны растут лучше при положительном температурном градиенте. Автор книги даже в этом случае не находит возможным одобрить «положительный градиент». Он признает, однако, что в природе должно иметь место «подмеченное нами явление физиологической температурной компенсации полярных органов растения». Можно предположить, пишет он далее, что «термофизиологическая компенсация осуществляется за счет образования в растении каких-то специфических веществ, т о н к о р е а г и р у ю щ и х н а т е м п е р а т у р у».

В главе пятой (стр. 201—224) речь идет о значении «пространственных температурных градиентов среды для растениеводства и климатологии». Здесь Радченко старается как-то согласовать свою теорию с практикой овощеводства. Он всячески ратует за парники без почвенного обогрева, указывая, что в китайском (самом древнем) овощеводстве используются главным образом солнечные парники. Однако Китай — это довольно теплая страна, а в условиях северных районов нашей страны солнечными парниками не обойдешься. Автор и сам признает, что в некоторых условиях обогрев применять нужно, но при этом всегда следует стремиться к тому, чтобы почва была на 2° холоднее воздуха. Радченко, конечно, прав, когда он пропагандирует солнечные парники, но он при этом забывает, что в солнечных парниках почва всегда теплее воздуха.

Глава шестая (стр. 227—262) посвящена вопросам термопериодизма, а глава седьмая (стр. 262—297) — вопросам «закаливания» растений. Обе главы целиком компилятивны, написаны на уровне студенческого сочинения и к «теории» автора никакого отношения иметь не могут (так же как понятие «градиента во времени» никак не может быть связано с градиентом в пространстве).

Некоторые оригинальные мысли высказываются Радченко в восьмой главе (стр. 297—330), имеющей следующее замысловатое название: «Научно-практическое значение температурных градиентов во времени для ботаники и растениеводства». Здесь также излагаются литературные данные по холодо- и жароустойчивости растений, причем автор поначалу очень одобряет взгляды Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова о неспецифической реакции клетки на действие повреждающих агентов. Потом он спохватывается, что если принять их взгляды, то «невольно можно прийти к отрицанию приспособительной эволюции у растений», и в конце концов выносит соломоново решение: «При филогенезе основную роль в приспособлении к внешней среде играла морфологическая изменчивость». Как могла меняться форма растения без изменения внутренних особенностей, Радченко не объясняет.

Последняя, девятая глава называется: «Методы исследования температурных градиентов среды и растений». Посвящена она в основном описанию установок искусственного климата, существующих у нас и за рубежом. Некоторые описания (например, характеристика фитотрона Льежского университета) довольно подробны и содержат ряд технических данных, но большинство описаний таких данных не содержит и вряд ли может представлять интерес для читателя. Конечно, все установки, построенные автором (даже самые примитивные), включены в этот раздел.

В конце главы две страницы уделены «методу измерения температур растения, воздуха и почвы». Здесь изображен внешний вид двух полупроводниковых термометров конструкции агрофизического института (ЭТРМ и ЭТП) и дано очень краткое (несколько строк) их описание. О ртутных термометрах и термопарах не говорится ничего. Затем, после короткого заключения, следует обширный список литературы (около 700 работ русских авторов и около 250 иностранных).

Таково содержание книги. Подведем итоги. Не подлежит сомнению, что основной тезис всей работы — большое влияние «отрицательного температурного градиента» на жизнь растений в планетарном масштабе — порочен в самой своей основе. В приземном слое воздуха в течение года можно наблюдать температурные градиенты любого направления, но в теплое полугодие и в дневное время суток наибольшее количество тепла всегда будет аккумулироваться на поверхности почвы. Именно поверхность почвы в первую очередь нагревается за счет солнечного излучения, и затем от нее нагреваются приземные слои воздуха и глубокие почвенные горизонты. В тех же случаях, когда трансформация лучистой энергии происходит на поверхности сомкнутого растительного покрова, температурная кривая имеет два максимума — один в верхней части растительного покрова (в кронах деревьев), другой — у поверхности почвы. В книге С. И. Радченко приведены только два рисунка, на которых изображены эпюры дневных температур (рис. 2 и рис. 31), и на обоих хорошо видно именно такое распределение максимумов.

В тех случаях, когда автор «доказывает» наличие «отрицательного температурного градиента» в дневные часы, он обычно сравнивает температуры на высоте нескольких десятков сантиметров выше и ниже поверхности почвы. При таком методе сравнения поверхность раздела «почва—воздух» вообще исключается из рассмотрения и при соответствующем подборе сроков наблюдений и глубин почвы можно доказать все, что угодно.

Нет также никаких оснований предполагать, что наличие холодного слоя даже в глубине почвы может быть полезно для жизни растения (если, конечно, этот слой не является источником водоснабжения в условиях засухи). В таежной зоне, например, летом глубокие слои почвы очень холодны (4—8°); именно поэтому корни не проникают здесь глубже 30—50 см. В тропических странах и почва и подпочва имеют круглый год температуру 25—30° и корневые системы располагаются там на глубинах в десятки раз больших. Между прочим, весьма показателен тот факт, что обсуждая на сотнях страниц вопрос о влиянии почвенных температур на жизнь растения, автор ничего не говорит о развитии корневых систем и их морфологии.

Необходимо признать, что «учение о температурных градиентах» основано на недоразумении и никакого научного значения иметь не может. Приведенные же во многих главах литературные данные по влиянию температурного фактора на жизнь растений, хотя и могут заинтересовать читателя, но изложены они крайне несистематично. Если есть нужда эти данные популяризировать, то было бы лучше переиздать книгу Уайта «Возделывание сельскохозяйственных растений и окружающая среда».

Написана книга псевдонаучным языком. Автору нравятся некоторые ученые слова («градиент», «амплитуда», «параллелизм»), но применяет он их часто не к месту. Многие фразы написаны настолько неряшливо, что вообще мало понятны. На стр. 28 сказано: «Температура стебля перед максимумом и после него не имеет яркого характера — она колеблется»; на стр. 121: «Тундровый температурный градиент неглубокий, холодный (жесткий) вертикальный отрицательный градиент, в тундре подпирается снизу вечной мерзлотой».

Мы совершенно не можем понять А. И. Коровина, который в восторженной рецензии на книгу С. И. Радченко (журнал «Сельскохозяйственная биология», № 3 за 1967 г.) особенно хвалит ее язык.

Вообще удивительно, как такая сумбурная и основанная на неверных предпосылках работа могла быть защищена как докторская диссертация, а затем издана Сибирским отделением АН СССР.

В свое время книга была забракована Ботаническим институтом АН СССР (где работал С. И. Радченко), но автор нашел профессоров, давших ему положительные отзывы (метеоролога И. А. Гольдберга и физиолога растений А. Ф. Клешнина), нашел редактора — действительного члена Академии педагогических наук Ф. Д. Сказкина и сумел издать свое сочинение на хорошей бумаге и в прекрасном переплете тиражом 2800 экз. (большая часть изданий национальных академий СССР выходит тиражом меньше 1000 экз.).

Э. Н. Благовещенский.

Институт почвоведения
Министерства сельского хозяйства
Таджикской ССР,
г. Душанбе.

(Получено 11 XII 1967).

———

Проблема влияния температурного режима среды на растения разрабатывается давно. В физиологической, экологической и геоботанической литературе ей уделяется большое внимание. В рецензируемой монографии основной упор делается на выяснение эколого-географического значения вертикальных температурных градиентов среды для нормальной жизнедеятельности растений. Автор утверждает, что помимо абсолютного значения температур почвы и воздуха, самостоятельное значение имеет и разница их температур (температурный градиент), определяющая направленность физиологических процессов. До него эту же мысль выдвигали С. П. Кравков (1925), П. И. Колосков (1933). Ю. О. Муссо (1933).

В первой главе дается определение и классификация градиентов. В ней следовало бы лучше обосновать подход к выбору точек для измерения температуры как самого растения, так и окружающей его среды.

Во второй главе автор пытается доказать, что в большинстве случаев (от тропических лесов до тундр Заполярья) растения обитают при различном значении одного и того же вертикального температурного градиента среды — отрицательного градиента (температура почвы ниже температуры воздуха). Автор называет его градиентом процветания жизни растений (стр. 196).

Представление об универсальной приспособленности растений к отрицательному вертикальному температурному градиенту среды — основная идея данной монографии, и надо прямо сказать, неверная. Неверная потому, что не соответствует действительности и, следовательно, неправильно ориентирует исследователей и практиков. Данные литературы свидетельствуют о том, что в различных эколого-географических условиях в весенне-летний период в дневные часы устанавливается определенный по знаку вертикальный температурный градиент среды, к которому и приспособились произрастающие здесь растения. Так, согласно А. И. Воейкову (1903) и З. Ю. Шокальской (1948), во влажнотропической зоне почва всегда теплее воздуха, т. е. в этой зоне удерживается положительный вертикальный температурный градиент среды. Поэтому хризантема индийская, происходящая из влажнотропической зоны Индии, нормально растет и развивается, если температура почвы 29°, а температура воздуха 23° (Riehl, 1957).

Как показали Лингли и Дэвис (Lingle, Davis, 1959; Davis, Lingle, 1961); Абдель Рахман и др. (Abdel Rahman, Kuiper, Bierhuizen. 1960), томаты, родиной которых являются влажные тропики Южной Америки, лучше растут и развиваются при температуре почвы 30° и воздуха 25.3°, т. е. в условиях положительного вертикального температурного градиента среды.

Во влажных субтропиках Калифорнии. по данным Фиттона и Брукса (Fitton, Brooks, 1931) и Блисса (Bliss, 1944), в дневные часы в весенне-летний период также устанавливается положительный вертикальный температурный градиент среды. В наших опытах (Бойко, 1955, 1963) выявлено, что лимон Лисбон, сформировавшийся как сорт в этой зоне Калифорнии, наиболее интенсивно растет и развивается при положительном вертикальном температурном градиенте среды.

В сухих субтропиках Средней Азии, согласно С. Р. Кондрашову (1939), Н. Г. Захарову и И. Б. Ревут (1954), летом в дневные часы наблюдается ярко выраженный отрицательный вертикальный температурный градиент среды. Соответственно этому, как отмечают Бренхли и Синг (Brenchley, Singh, 1922), растения гороха посевного, происходящего из сухих субтропиков Передней и Средней Азии, лучше растут в жарком воздухе, если корни их охлаждаются, т. е. при отрицательном вертикальном температурном градиенте среды.

В умеренной зоне, по данным Я. А. Смалько (1951), в дневные часы в весенне-летний период удерживается отрицательный вертикальный температурный градиент среды. Вполне естественно, что такие растения, как капуста кочанная и салат-латук (данные Радченко, 1950) и ель обыкновенная (наблюдения Максимова. 1952), происходящие из умеренной зоны, лучше растут и развиваются при отрицательном вертикальном температурном градиенте среды.

Примеров различного отношения растений к температурному режиму среды, в зависимости от климатических зон, в которых они формировались, можно приводить множество. Но и сказанного достаточно. Ясно, что следует проводить идею не об универсальности распространения отрицательного вертикального температурного градиента среды в различных эколого-географических условиях, а изучать соотношения температур почвы и воздуха, их абсолютные величины в различных климатических зонах, и выяснять приспособленность к ним отдельных видов и сортов растений.

Третья глава затрагивает физиологическую сторону влияния температурного градиента среды на растение. По существу она должна была бы быть стержневой, в ней следовало обосновать роль температурного градиента в жизнедеятельности растений. Однако, кроме небольших исследований самого автора по влиянию отрицательного вертикального температурного градиента среды на рост и развитие некоторых растений, происходящих из умеренной зоны, весь остальной материал главы представляет компиляцию работ других исследователей, не имеющих непосредственного отношения к затронутой проблеме.

Следует также отметить, что автор, чрезмерно увлекшись отрицательным вертикальным температурным градиентом среды, почти не уделил внимания градиентам во времени (термопериодичности). Между тем вопросы суточного и сезонного термопериодизма также важны. Ведь термопериодизм, как справедливо отмечает Велленсик (1961), является реальным фактом, с которым приходится считаться практикам.

В главе пятой наиболее ярко проявляется ошибочность концепции автора об универсальной приспособленности растений к отрицательному вертикальному температурному градиенту среды, противоречие ее с практикой. Для обоснования своей идеи Радченко вынужден порой прибегать к малоубедительным доводам и оговоркам. Его советы практикам по изменению температурного режима теплиц и парников ничего, кроме вреда, принести не могут.

Монография не отличается логичностью, автор часто отвлекается в сторону от рассматриваемой проблемы.

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Л. А. (1955). О фотосинтезе и дыхании лимонов в условиях траншейной культуры. Физиолог. раст., 5. — Бойко Л. А. (1963). Влияние положительного и отрицательного пространственного вертикального температурного градиента среды на рост и развитие подземных и надземных органов *Citrus limon* B. и *Citrus unshiu* M. Научн. сообщения за 1962 г. — Велленсик С. (1961). Растение и его внешняя среда. В кн.: Регулирование внешней среды растений. — Воейков А. И. (1903). Проблемы температуры почвы, типы вертикального распределения ее и отношение к температуре воздуха. Метеорология. — Захаров Н. Г. и И. Б. Ревут. (1954). Закрепление подвижных песков при помощи битумной эмульсии. Пустыни СССР и их освоение, 2. — Колосков П. И. (1933). Тепло как фактор жизнедеятельности растения. Вестн. един. гидрометеоролог. службы СССР, июль. — Кондрашов С. Р. (1939). О температуре почвы, влиянии на нее орошения и ее влиянии на рост и развитие растений. Научн. зап. Моск. гидромелиоративн. инст., 6. — Максимов С. А. (1962). Метеорология и сельское хозяйство, — Муссо Ю. О. (1933). Растение и электричество. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 13. — Радченко С. И. (1950). Температурный режим и рост растений. Изв. Акад. педагог. наук, 29. — Смалько Я. А. (1951). Новые данные об изменении температуры воздуха и почвы на полях, защищенных сетью лесных полос. Изв АН СССР,

сер. географ., 1. — Шокальская З. Ю. (1948). Почвенно-географический очерк Африки. — Abdel Rahman A. A., R. S. C. Kuiper, I. F. Bierhuizen. (1960). Preliminary observations on the effect of soil temperature on transpiration and growth of young tomato plants under controlled conditions. Meded. Landbuwhoges-chool Wageningen, 59. 15. — Bliss D. E. (1944). Air and soil temperatures in a California citrus orchard. Soil Sci., 58. 4. — Brenchley W. E., K. Singh. (1922). Effect of high root temperature and excessive insolation on growth. Ann. Applied Biol., 9. — Davis R. M., J. C. Lingle. (1961). Basis of shoot response to root temperature in tomato. Plant Physiol., 36, 2. — Fitton E. M., C. F. Brooks. (1931). Soil temperatures in the United States, Monthly Weather. Rev., 59. — Lingle J. C., R. M. Davis. (1959). The influence of soil temperature and phosphorus fertilization on the growth and mineral absorption of tomato seedlings. Proc. Amer. Soc. Sci., 73. — Riehl G. (1957). Die Luft- und Bodentemperatur in der gärtnerischen Stecklingsvermehrung bei Unterbewässerung. Arch. Gartenbau, 5, 4—5.

Л. А. Бойко.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 10 IX 1967).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.543

ГАЙ ЭВАЛЬДОВИЧ ШУЛЬЦ
(К 70-летию со дня рождения)

G. S. MALYSHEVA AND S. V. SHCHEGOLEVA.
GAY EWALDOVICH SCHULTZ (FOR HIS 70TH BIRTHDAY)

Исполнилось 70 лет крупному советскому фенологу, энтузиасту и неутомимому популяризатору Гаю Эвальдовичу Шульцу. Воспитанный на идеях П. И. Броунова, А. И. Воейкова, Д. Н. Кайгородова, он всю свою жизнь посвятил развитию отечественной фенологии.

Родился Г. Э. 6 ноября (25 октября по ст. ст.) 1897 г. в г. Ревеле (ныне Таллине) в семье служащего. В 1915 г., после окончания гимназии, он поступил в Петроградский университет на физико-математический факультет. Война прервала его занятия в университете. В 1916 г. он был мобилизован в армию. В 1920—1921 гг. находился в рядах Красной Армии и участвовал в подавлении Кронштадского мятежа. После демобилизации работал сотрудником, а затем заведующим Биосадом (отдел естествознания) Педагогического музея Выборгского района Ленинграда. Основным направлением работ этого отдела была пропаганда преподавания естествознания в школах на живых объектах и организация юннатских кружков. Из юннатских кружков Выборгского района вышли крупные ученые-биологи — Б. Е. Быховский, Л. О. Белопольский и др. В это время и зародился глубокий интерес Г. Э. к фенологии. Тогда же началась его активная общественная деятельность сначала в «Обществе распространения естественноисторического образования», позднее в краеведческих организациях, в качестве одного из руководителей сети корреспондентов-фенологов Ленинградской области. В 1924 г. Г. Э. начинает вести фенологические наблюдения в парке Лесного института, продолжив под руководством М. Н. Римского-Корсакова полувековой ряд наблюдений Д. Н. Кайгородова, а в следующем году организует школьную фенологическую сеть.



В 1930 г. Г. Э. окончил биологический факультет Ленинградского университета. Большое влияние на формирование его научных взглядов и интересов оказал В. Л. Комаров. В его лаборатории, носившей название экспериментальной морфологии и систематики растений, Г. Э. выполняет свою дипломную работу по теме о влиянии различных режимов влажности воздуха на развитие и рост высших растений.

В 1934 г. Г. Э. Шульц стал действительным членом Географического общества СССР; являясь одним из членов-учредителей фенологической комиссии им. Д. Н. Кайгородова, заместителем председателя которой он был до 1941 г.

После окончания университета, начиная с 1932 г., Г. Э. работает в Институте агрометеорологии в Ленинграде, а в 1935 г. переходит на работу в систему Академии наук СССР; он работает в Полярно-альпийском ботаническом саду в г. Кировске (1935—1939 гг.), в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде (1939—1940 гг.),

в Ботаническом институте и Институте хлопководства Таджикского филиала Академии наук СССР (1941, 1945—1955 гг.), при этом всюду он ежегодно проводил самостоятельные фенологические наблюдения. Материалы исследований, проведенных в Полярно-альпийском ботаническом саду, легли в основу его кандидатской диссертации, посвященной значению непрерывного северного летнего дня для интродукции древесных растений на север.

По сложившимся обстоятельствам защита диссертации состоялась лишь в послевоенные годы (1955 г.).

В Таджикистане Г. Э. около 10 лет изучал минеральное питание хлопчатника, опубликовав по этой теме 8 статей. Им изучалось значение фосфора и азота для увеличения урожайности и скороспелости этой важной технической культуры. За этот цикл работ Г. Э. награжден бронзовой медалью Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.

В 1955 г. по рекомендации Ботанического института АН СССР Г. Э. возглавил фенологический сектор Всесоюзного географического общества (г. Ленинград). На посту заведующего этим сектором Г. Э. широко развернул фенологические работы в масштабах всего Советского Союза. Объединяя усилия ядра фенологов-энтузиастов, он направляет их деятельность и добивается все большего подъема их активности на местах. Сведения поступают теперь из районов, ранее совершенно не изученных в фенологическом отношении (например, сведения из районов Крайнего Севера, Камчатки, Сахалина и республик Средней Азии).

Одновременно Г. Э. упорно работает над унификацией старых и составлением новых программ фенологических наблюдений. Программы составляются по единой методике с хорошо продуманным набором объектов, способных наилучшим образом отразить характер сезонной ритмики природы в отдельных регионах. Результатом этой работы было резкое улучшение качества материалов наблюдений и быстрый рост Добровольной фенологической сети, являющейся первоисточником фенологической информации, без которой немыслимы серьезные эколого-географические исследования.

Выдающийся организатор современной фенологии Г. Э. Шульц с самого начала своей деятельности на этом поприще стремился всемерно упрочить ее самостоятельное положение в ряду других наук.

Велики заслуги Г. Э. в развитии теории фитофенологического картирования. Только благодаря его неустанной деятельности фитофенологические карты в последние годы публикуются в ряде наших атласов наравне с картами природы. Под руководством и при личном участии Гая Эвальдовича составлено большинство опубликованных у нас фитофенологических карт. Много времени отдает Г. Э. педагогической работе. Им разработан курс лекций по фенологии для студентов географического факультета Ленинградского университета, с 1959 г. этот курс вошел в общую программу обучения. В настоящее время Г. Э. работает над составлением учебного пособия по фенологии для студентов биологов и географов.

Перу Г. Э. Шульца принадлежит свыше 100 научных работ в основном по методическим и теоретическим вопросам фенологии, в частности ее экологическим и географическим аспектам.

На протяжении всей своей научной и педагогической деятельности Г. Э. много внимания уделяет воспитанию молодых научных кадров. Ученикам он охотно передает свои знания и опыт.

Широкая эрудиция, разносторонние научные интересы и исключительная научная добросовестность характерны для стиля работы Г. Э.

Пожелаем же Гаю Эвальдовичу долгих лет доброго здоровья и плодотворной научной деятельности.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Г. Э. ШУЛЬЦА

1924

Раздаточный материал по естествознанию (для школ). Л. Отд. просвещ. Сев.-Зап. жел. дор. : 1—39. (Совместно с Н. М. Прокофьевым и В. Е. Чистовой).

1925

Еще о ловле лягушек. Живая природа, 22 : 301—303.

1926

Опыт коллективной кружковой фенологической работы. Жив. природа, 17 : 527—531.

Сбор естественноисторического раздаточного материала. Жив. природа, 6 : 175—176.

1927

Ленинградская зима 1926/27 г. по наблюдениям кружка юннатов. Жив. природа, 9 : 284—287.

Осенние сборы материала для школьных занятий. Жив. природа, 13 : 386—390.

Экскурсионные заметки ленинградца. Жив. природа, 13 : 414—415.

1928

О сборах материала для школьных занятий по естествознанию. Жив. природа, 5 : 130—138.

О сборах материала для занятий по естествознанию. Жив. природа, 8 : 236—239. (Совместно с Н. М. Прокофьевым).

1927—1929

Протоколы заседаний Общества распространения естественноисторического образования. Естествознание в школе, 1 : 84—89, 4 : 55—57 1927; 1 : 69—72, 3 : 43—51 1928; 2 : 146—149 1929.

1931

74-я сводка сезонных явлений по наблюдениям юннатов г. Ленинграда и области. Бюллет. Гидрофенометеоролог. комисс. Ленингр. обл. бюро краеведения, 1 : 7—9.

Юные фенологи в коллективной борьбе за урожай. Л. ОГИЗ. Молодая гвардия : 1—80.

1933

Для чего нужны общефенологические наблюдения. Декадный бюллетень Ленингр. гидрометкомитета, 12 : 8—10.

Жировые дрожжи и их хозяйственное значение. Тр. по сельскохозяйств. микробиолог. : 142—151. (Совместно с А. Н. Конокотиной и Л. Савшинской).

Определение жиров в грибных организмах. Тр. по сельскохозяйств. микробиолог. : 156—165.

Фитофенологические наблюдения в парке Лесотехнической академии в 1921—1932 гг. Декадный бюллетень Ленингр. гидрометкомитета, 17 : 13—16.

1934

Памяти Д. Н. Кайгородова. Природа, 5 : 92—93.

Программа-инструкция к ведению фенологических наблюдений. Фенологическая комиссия Ленингр. обл. бюро краеведения : 1—16. (Совместно с М. Н. Римским Корсаковым и В. Б. Шамраевским).

1935

200-летний юбилей научной фенологии. Вестн. знания, 7 : 552—555.

Как организовать фенологические наблюдения. Вестн. знания, 7 : 556—557.

Методика фенологической климатографии. Сов. краеведение, 5 : 62—72.

Рефераты работ по фенологии. Изв. Гос. геогр. общ., 67, 2 : 273—276, 278.

Содержание белка в ячмене и климат. В кн. Н. Н. Иванова: Биохимическая характеристика ячменей СССР : 92—100.

Фенологические времена года. Вестн. знания, 5 : 395—398.

1936

Временная программа-инструкция фенологических наблюдений для зоны субтропиков. Л.—М. Редиздат Гл. упр. гидрометслужбы: 1—74. (Совместно с В. Н. Малеевым).

Годичный круг развития растительности окрестностей г. Кировска. Газета «Кировский рабочий», 227.

Материалы по биоклимату севера черноземной зоны. Тр. по сельскохозяйств. метеоролог., 24 : 52—82.

Материалы по весеннему развитию растительности фенологического архива Д. Н. Кайгородова. Изв. Гос. геогр. общ., 68, 1 : 108—124.

Программа-инструкция к ведению основных фенологических наблюдений. Изд. 4-е. Общ. изучения Ленинградской области : 1—16. (Совместно с В. Б. Шамраевским).

Фенология. БСЭ, 57 : 99—103.

1937

Дискуссии о задачах советской фенологии. Метеорология и гидрология, 7 : 106—108.

Сущность и задачи советской фенологии. Природа, 6 : 123—125.

1938

Фенология. Гл. II учебника под ред. А. В. Федорова. Сельскохозяйственная метеорология. М.—Л. Гидрометеоиздат : 22—38.

Фитофенология и проблема реконструкции флоры. Сов. ботаника, 3 : 139—140.

1939

К 15-летию со дня смерти Д. Н. Кайгородова. Изв Гос. геогр. общ., **71**, 7 : 1086—1087.

Обзор литературы по фенологии за 1937—1938 гг. Изв. Гос. геогр. общ., 71, 5 : 777—786.
Случай экспериментальной вивипарии у злака. Бот. журн. СССР, 3 : 197—208.

1941

Н. В. Андросов (к 70-летию со дня рождения). Изв. Гос. геогр. общ., 73 : 304—306.
Фенологические наблюдения. Лен. гос. унив. : 1—88. (Совместно с В. Б. Шамраевским).

1946

Реферат статьи Дэвиса «Годовой цикл растений, москитов, птиц, млекопитающих в двух бразильских лесах». Природа, 11 : 94—96.

1947

Сроки листопада древесных пород на севере и юге СССР. Изв. Всес. геогр. общ. 79, 5 : 557—564.
Флоральная реакция хлопчатника на азотно-фосфатное питание. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 1 : 6—9.

1948

К вопросу о механизме влияния минерального питания на фазу зацветания хлопчатника. ДАН СССР, 62, 5 : 935—937.
Смещение высоты закладки плодовых ветвей хлопчатника. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 3 : 27—29.
К вопросу об опадении завязей у длинноволокнистого хлопчатника. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 10 : 31—33. (Совместно с В. Ф. Щегловой).

1949

К вопросу о влиянии азота и фосфора на развитие хлопчатника. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 18 : 3—7.
Реакции древесно-кустарниковых пород на непрерывный летний день. ДАН СССР, 66, 5 : 985—988.
Роль длинного летнего дня в снижении зимостойкости красного клевера. ДАН СССР, 66, 4 : 743—744.
Сроки листопада некоторых типов древесной растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 13 : 17—19.

1950

Времена года Гиссарской долины. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 22 : 19—23.
Рецензия на книгу С. М. Преображенского и Н. Н. Галахова «Фенологические наблюдения». Изв. Всес. геогр. общ., 82, 1 : 105—106.

1951

Изреженность как фактор снижения урожайности хлопчатника. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 31 : 47—50.
К определению условий минерального питания хлопчатника по внешним признакам. Тр. Тадж. ФАН СССР, Ботаника, 18 : 63—89.

1953

Об эффективности углубления пахотного слоя почв под хлопчатник. Изв. отделения естеств. наук АН ТаджССР, 5 : 15—22.

1955

Продвижение древесных пород в высокие широты в связи с непрерывным днем заполярья. Диссерт. Л., БИН АН СССР : 198 стр. машиноп. +46 таблиц.

1956

Апрель в Центральном Таджикистане. Природа, 4 : 126—127.
Ноябрь в Таджикистане. Природа, 11 : 124—125.
Памяти М. И. Матвеева. Бот. журн., 21, 2 : 298—299.

1957

В. И. Верещагин (некролог). Информ. бюлл. фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 7 : 11—12.

Краткая программа основных фенологических наблюдений для лесной зоны Европейской территории СССР. Геогр. общ. СССР : 1—20.
Краткая программа основных фенологических наблюдений для степной зоны Казахской ССР и Сибири. Л., Изд. Геогр. общ. СССР : 1—16.
Краткие итоги деятельности фенологического сектора за 1956 г. Информ. бюлл. фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 6 : 4—7.
Листопад среднерусских древесных пород в Сталинабаде. Геогр. сборн., 9 : 114—129.
На юге Средней Азии. Природа, 1 : 125—126.
Фенологические индикаторы сроков сельскохозяйственных работ. Информ. Бюлл. фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 7 : 5—7.

1958

Динамика фенологических процессов на Европейской территории СССР в засушливые годы. В сб.: Засухи в СССР. Л., Гидрометеоиздат : 101—115, 175—206.
Материалы для календаря природы окрестностей г. Сталинабада. Тр. АН ТаджССР, 99 : 69—78.
О включении наблюдений Добровольной фенологической сети в агрометеорологические ежегодники Гидрометслужбы СССР. Информ. бюлл. фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 8 : 8—12.
Фенологическое совещание в Ленинграде 29 XI—4 XII 1957 (информационное сообщение). Бот. журн. 43, 8 : 1229—1230.
Фенологическое совещание в Ленинграде (информационное сообщение). Изв. Всес. геогр. общ., 90, 3 : 301—302.

1959

Задачи фенологии в научном познании ландшафтов Сибири и Дальнего Востока. Тр. I Совещания географов Сибири и Дальнего Востока. 1. Иркутск : 51—55.
Календарь природы в Агроклиматическом справочнике по Ленинградской области. Л., Гидрометеоиздат : 35—36; 81—82.
Календарь природы в Агроклиматическом справочнике по Карельской АССР. Л., Гидрометеоиздат : 89—90, 146.
Методы географической фенологии в помощь изучению биологических комплексов. Материалы I сессии научного совета по биокомплексам. М.—Л., Изд. АН СССР : 46—48.
Н. В. Попов (к 75-летию со дня рождения). Информ. бюлл. фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 10 : 18—20.

1960

В центральном Таджикистане. Календарь природы (сентябрь). Природа, 9 : 124—125.
Главнейшие направления фенологии в СССР. Тр. Фенолог. совещ. 1957 г. Л., Гидрометеоиздат : 25—34. (Совместно с П. А. Барановым и И. Н. Бейдеман).
Календари природы в Агроклиматических справочниках. Тр. Фенолог. совещ. 1957 г. Л., Гидрометеоиздат : 553—561.
Наблюдения за осенним отмиранием листвы деревьев и кустарников. Материалы фенолог. сектора Геогр. общ. СССР : 8—13.
Перспективы работ Добровольной фенологической сети Географического общества СССР. Тр. Фенолог. совещ. 1957 г., Л., Гидрометеоиздат : 47—51.
Роль математики при обработке фенологических наблюдений. В сб.: Применение математических методов в биологии. Лен. гос. унив. : 84—94.

1961

Вл. Ал. Батманов (к 60-летию со дня рождения). Изв. Всес. геогр. общ., 93, 4 : 345—346.
Добровольная фенологическая сеть Географического общества СССР за 10 лет (1951—1960). Матер. по фенологии, 2. Л., Изд. Геогр. общ. СССР : 2—7.
Предисловие к брошюре Н. П. Сахарова. Фенологические наблюдения на службу лесному хозяйству. Харьковск. кн. изд. : 3—4.
С. Е. Безвершенко (некролог). Матер. по фенологии, 2. Л., Изд. Геогр. общ. СССР, 2 : 19.
Современное состояние и перспективы развития фенологических исследований в Советской Прибалтике. Уч. Зап. Латв. гос. унив., 37, Геогр. науки, IV, 22 : 237—245.

1962

Проект программы фенологических наблюдений для составления календарей природы (Сибирь). Матер. по фенологии, 3. Л., Изд. Геогр. общ. СССР : 26—35.
Решение Координационного совета Министерства сельского хозяйства (информационное сообщение). Изв. Всес. геогр. общ., 94, 4 : 362—363.
Фенологические карты и возможности их применения в геоботанике. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.—Л., Изд. АН СССР : 84—91.

1963

Зимоцветы юга СССР. Природа, 12 : 123—124.

К вопросу о влиянии сезонных подкормок на окислительно-восстановительные процессы в листьях хлопчатника. Эксперимент. ботаника, 16 : 64—74. (Совместно с В. В. Бондарем и А. П. Федуловой).

Календарь природы в популярном ежегоднике «Человек и стихия» на 1964 г. Л., Гидрометеоиздат : 35, 77, 111. (Совместно с А. М. Воробьевой).

Фенологические карты. Раздел Программы атласов природных условий и естественных ресурсов. Геофак Моск. унив.: 43—44. (Совместно с З. Рябцевой).

Предисловие к работе А. Вайнейкиса «Фенологические наблюдения в Литовской ССР за 1961 г. Вильнюс, гос. полит. и научн. изд. : 3—5.

Предисловие к Географическому сборнику «Вопросы фенологии леса». 16 : 3—5.

1964

Влияние непрерывного летнего дня на сезонное развитие деревьев и кустарников. Природа, 6 : 125—126.

Значение геоботанических карт для сельского хозяйства (работы Рея, Анберже и Лопа). В сб.: Геоботаническое картографирование. Изд. «Наука» : 93—96.

Сезонная жизнь ленинградской природы. В сб.: Природа Ленинграда и окрестностей. Лениздат : 183—210. (Совместно с М. А. Родионовым).

Справочник Фенологического сектора. 600 пунктов многолетних фенологических наблюдений в СССР. Л., Изд. Геогр. общ. СССР : 1—65. (Совместно с А. М. Воробьевой).

Phenological maps (составил Г. Э. Шульц). В Regional Atlases. Compiled under the direction of Prof. K. A. Salichtev. M.—L. «Science» : 76—78.

1965

Индикационная фенология и ее значение для медицинской географии. Докл. по медицинск. географии, 2(3). Л., Изд. Геогр. общ. СССР : 38—48.

Календари природы Северо-Запада СССР. Гидрометеоиздат : 3—6; 36—43. (Совместно с А. М. Воробьевой).

Картографирование сезонного развития природы для сельского хозяйства. Доклады научно-технической конференции по картографии. Л., Изд. Геогр. общ. СССР : 25—31.

Некоторые теоретические вопросы фенологии. Докл. Фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 1(17) : 5—24.

Совещание актива фенологов Географического общ. СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 97, 3 : 305—306.

Фенологический ежегодник 1961 года. Гидрометеоиздат : 1—157. (Совместно с С. В. Щеголевой).

1966

Вопросы методики и организации фитофенологических наблюдений. В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.—Л., Изд. «Наука» : 5—23.

К 40-летию Добровольной фенологической сети СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 98, 2 : 173—177.

Материалы к познанию широтных фенологических градиентов Русской равнины. Докл. Фенолог. сектора Геогр. общ. СССР, 2(18) : 5—13. (Совм. с С. Д. Хариной).

Памяти Н. Н. Галахова. Изв. Всес. геогр. общ., 98, 6 : 538—539. (Совместно с Б. Н. Лихановым).

Фенологические карты в советских региональных атласах. Геогр. сб., 2, М., ВИНИТИ : 19—26. (Совместно с З. Рябцевой).

1967

25 лет работы Добровольной фенологической сети в составе Географического общества СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 99, 4 : 323—329.

Интразональные фенологические параллели. Юг и север лесной зоны. Бот. журн., 52, 8 : 1069—1084.

Карта зацветания черемухи. В «Атласе Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область)». Гл. Упр. геодез. и картографии. Москва—Иркутск : 60.

Принципы построения программ фенологического картографирования СССР. В сб.: Тематическое картографирование в СССР. Л., Изд. «Наука» : 116—120.

Серия фенологических карт. В «Атласе Ленинградской области». Гл. Упр. геодез. и картографии, М. : 1—7 (текст), 27 листов (карты). (Совместно с сотрудниками).

С. И. Хомченко. В сб. I. Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Вост. Сиб. книжн. изд. : 161—163.

Фенологические явления лесотундры и перспективы их дальнейшего изучения. В сб.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., Изд. «Наука» : 42—50.

Г. С. Малышева и *С. В. Щеголева.*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 24 I 1968).

БОТАНИЧЕСКИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ СССР К 50-ЛЕТИЮ СОВЕТСКОГО ГОСУДАРСТВА

УДК 581.9+581.9/.001.2 (470.13)006.12

Н. С. Котелина

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ КОМИ ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР

N. S. KOTELINA. GEOBOTANICAL AND FLORISTICAL INVESTIGATIONS IN PROGRESS AT THE KOMI A. S. S. R. BRANCH OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.

До 30-х годов текущего столетия исследование растительного мира Севера СССР, в частности Коми АССР, проводилось только силами экспедиций центральных научных учреждений. Положение изменилось с организацией на так называемой периферии филиалов и баз Академии наук СССР. В частности, в 1934 г. в Архангельске было учреждено Бюро Полярной комиссии по изучению Северного края, через два года преобразованное в Северную базу Академии наук, распространявшую свои исследования и на Коми АССР. В 1939 г. Северной базой была организована постоянная рабочая группа в г. Сыктывкаре, а в 1941 г. база была переведена в Сыктывкар. Она и явилась основой, на которой развился Коми филиал АН СССР.

С 1942 г. в Сыктывкаре существовала (временно включавшая и Кольскую базу Академии наук) База по изучению Севера, с 1944 г. — База Академии наук в Коми АССР, с 1949 г. — Коми филиал Академии наук СССР.

Работы ботаников Северной базы Академии наук в Коми АССР (в них участвовали В. М. Болотова, Л. И. Корконосова, А. И. Толмачев, З. И. Фролова) на первом этапе их развития были посвящены изучению сорной растительности полей и накоплению материалов по флоре страны. В дальнейшем они были развиты значительно шире, охватив, в частности, ряд существенных геоботанических проблем. С конца 1941 г. в составе Базы Академии наук в Сыктывкаре был организационно оформлен сектор геоботаники с гербарием, а с 1962 г. существует лаборатория геоботаники и систематики растений, входящая в состав Института биологии Коми филиала АН СССР.

Видное место в деятельности ботаников Коми филиала занимали и занимают работы по геоботаническому обследованию территории республики и составлению карт ее растительности. В частности, в 1941—1944 гг. была проведена большая работа по геоботаническому обследованию пространства, примыкающего к Печорской железной дороге, выявлены удобные для освоения угодья и составлены детальные геоботанические карты для полосы, общей протяженностью (с ЮЗ на СВ) более 1000 км. В этой работе участвовали А. А. Дедов, В. М. Болотова, А. Н. Лащенкова, О. С. Полянская, И. С. Хантимер. Геоботаническое обследование долины р. Выми с упором на инвентаризацию кормовых угодий было проведено в 1942—1943 гг. Н. Е. Кабановым и В. М. Болотовой. Лесотипологические исследования с составлением карты типов леса для части южных районов республики выполнялись А. А. Дедовым, А. Н. Лащенковой, Ю. П. Юдиным. Специально болотам республики были посвящены исследования Я. Я. Гетманова (1946—1955).

С 1944 г. была начата работа по составлению сводной геоботанической карты Коми АССР, в связи с чем сотрудниками лаборатории геоботаники и систематики (В. М. Болотова, А. Н. Лащенкова, О. С. Полянская, Ю. П. Юдин) изучалась растительность ряда малоизвестных в геоботаническом отношении районов республики, где был собран обильный гербарный материал. Результаты геоботанических исследований, проводившихся на территории Коми АССР до 1953 г., были обобщены в монографии «Производительные силы Коми АССР» (1954). Работы по картированию растительности продолжались и позднее. Часть результатов их (ограниченная масштабом карт) получила отражение в изданном в 1964 г. «Атласе Коми АССР». В настоящее время геоботаники А. Н. Лащенкова и Н. И. Непомилуева работают над картой растительности Коми АССР, которая явится составной частью общесоюзной карты растительности в масштабе 1 : 2 500 000.

Много внимания уделяют ботаники Коми филиала вопросам укрепления кормовой базы животноводства. В связи с этим были организованы долголетние работы по изучению лугов долины р. Вычегды. При этом изучалась динамика луговой растительности, в частности изменения ее, связанные с различными воздействиями в процессе хозяйственной деятельности человека (В. М. Болотова, Н. С. Котелина и др.). Работы по улучшению естественных лугов были поставлены и в долине р. Усы, в лесотундровой зоне, а также в усинском Приуралье (И. С. Хантимер, затем Н. С. Котелина и др.). В тундровой зоне, в районе г. Воркуты, с 1958 г. начались опытные работы по залужению материковой тундры, по созданию на месте зарослей карликовой березки и ивняка культурных мятликово-лисохвостных лугов. Широко поставленные при активном участии заинтересованных хозяйственных организаций (в частности, совхоза «Центральный» комбината «Воркутуголь») опыты дали положительные результаты; они находятся теперь в стадии широкого внедрения в практику. Работы эти вел И. С. Хантимер при участии К. П. Дулесовой и др.

Вопросы травосеяния в Коми АССР обобщены в работе М. С. Щенковой (1961). В ней дана оценка кормовых трав, пригодных для травосеяния, содержатся сведения о развитии сеяных травостоев, сроках посева и кущения, урожайности и т. п. Особое внимание уделено местным популяциям лугового клевера и злаков.

В ограниченном объеме ботаники Коми филиала проводили изучение дикорастущих полезных растений, могущих служить объектами заготовок, и размещения их зарослей.

Накопление и определение материалов по флоре Севера осуществлялось в той или иной форме и объеме в ходе всех ботанических работ. Некоторые исследования имели и специально флористические цели. В итоге этих работ общий уровень изученности флоры Коми АССР значительно поднялся. В Сыктывкаре создан хороший гербарий флоры Севера, содержащий в настоящее время около 50 000 листов с образцами высших растений (всецело из северо-восточных областей европейской части СССР). Этот гербарий представляет незаменимое пособие для изучения флоры европейского северо-востока. В гербарии сосредоточены обширные сборы И. А. Перфильева, А. И. Толмачева, А. П. Шенникова, В. М. Болотовой, А. А. Дедова, Е. А. Дояренко, Н. В. Дылиса, А. А. Корчагина, А. Н. Лащенковой, И. С. Хантимера, В. М. Эпштейна, Ю. П. Юдина и др. Гербарий ежегодно пополняется за счет новых сборов экспедиций Коми филиала. Его коллекции по флоре Коми АССР являются в настоящее время наиболее полными.

С 1958 г. флористические исследования проводятся Коми филиалом под руководством и при непосредственном участии А. И. Толмачева. Первым значительным их результатом явился составленный коллективом авторов (В. М. Болотова, А. А. Дедов, А. Н. Лащенкова, А. И. Толмачев, Т. П. Шолєнинова) «Определитель высших растений Коми АССР», изданный в 1962 г. В настоящее время продолжается детальная инвентаризация флоры Коми АССР и Архангельской области, осуществляемая при сотрудничестве ряда ботаников Ленинградского университета и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Углубленное познание флоры ряда районов обеспечивается применением метода конкретных флор. Освоение всех материалов по флоре северо-востока позволяет перейти к составлению (значительная часть этой работы уже выполнена) капитальной сводки «Флора северо-востока европейской части СССР».

Наряду с работами общефлористического характера необходимо отметить серию исследований покойного Ю. П. Юдина, посвященных реликтовым элементам флоры Севера, приуроченным к выходам известняков и гипсов. Результаты этих исследований были обобщены в монографии, изданной в 1963 г. В последние годы значительное внимание было уделено изучению водной флоры северных рек и озер (работы М. В. Гецен, О. В. Ребристой и С. А. Токаревских, И. С. Хантимера и др.). Большой интерес представляют работы А. М. Вяткиной и Н. И. Непомилуевой по уточнению распространения сибирского кедра на европейском севере. Новые данные собираются и в отношении крайних северных форпостов лесной растительности в тундровой зоне.

В целом работы геоботаников и систематиков Коми филиала АН СССР уже дали ценные научные и практические результаты, а созданная в Сыктывкаре база для научной работы в области ботаники (гербарий, богатые книжные фонды библиотеки Коми филиала, достаточное лабораторное оборудование) обеспечивает возможность ее плодотворного развития в дальнейшем.

Список монографий и серийных выпусков

Атлас Коми АССР. (1964). М. Главн. упр. геодез. и картограф. гос. геолог. ком. СССР.

Болотова В. М. (1957). Библиографический указатель. Флора и растительность Коми АССР (1814—1955). М. Сектор сети спец. библиотек : 1—178.

Котелина Н. С. и И. С. Хантимер. (1959). Луга Коми АССР. М.—Л., Изд. АН СССР : 1—265.

Леса и лесная промышленность Коми АССР. (1961). М.—Л. Гос. лес. бум. изд.

Определитель высших растений Коми АССР. (1962). М.—Л., Изд. АН СССР : 1—356.

Охрана природы Коми АССР. (1961). Сыктывкар, Коми кн. изд. : 1—147.

Производительные силы Коми АССР. (1954). т. 3, ч. 1. Растительный мир. М., Изд. АН СССР : 1—375.

Толмачев А. И. (1940). Сорнополевые растения Коми АССР и борьба с ними. Коми гос. изд. Сыктывкар : 1—68.

Щенкова М. С. (1961). Дикорастущие многолетние кормовые травы Коми АССР в естественных условиях и в культуре. М.—Л., Изд. АН СССР : 1—177.

Юдин Ю. П. (1963). Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. В кн.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 4, М.—Л., Изд. АН СССР : 493—571.

Труды Коми филиала АН СССР. (1953—1967). 1—4, 6, 12, 14, 18, Сыктывкар, Коми книжн. изд.

Известия Коми филиала ВГО. (1951—1967). 1—5, 7, 9—11, Сыктывкар, Коми книжн. изд.

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 58 (0.63)(100)

XI МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС [1]

THE XITH INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (A CIRCULAR LETTER)

XI Международный ботанический конгресс будет проходить в Сиэтле (Вашингтон, США), в Вашингтонском университете с 24 августа по 2 сентября 1969 г.

Язык

Доклады могут быть представлены на любом языке, но синхронный перевод на Конгрессе обеспечен не будет.

Для удобства печатные сообщения и корреспонденция, исходящая от Комитета Конгресса, будет осуществляться на английском языке.

Научная программа

Основным содержанием программы работ Конгресса являются симпозиумы, доклады, показ фильмов, диапозитивов и т. д. Будет представлена возможность для организации нескольких специализированных заседаний. Кроме того, во время Конгресса некоторые ботанические организации созывают деловые заседания.

Секция номенклатуры

Заседания секции будут организованы Бюро номенклатуры; подробности будут опубликованы в журнале «Taxon». Предложения по улучшению Международного кодекса ботанической номенклатуры должны быть направлены главному докладчику Frans A. Stafleu и получены им не позднее 1 сентября 1968 г. Эти предложения и другая корреспонденция должны быть адресованы непосредственно главному докладчику: XI International Botanical Congress, 106 Lange Niewstraat, Utrecht, Netherlands.

Заседание секции номенклатуры будет проводиться с 21 августа по 24 августа, т. е. непосредственно перед Конгрессом. Заседание секции, которое должно состояться 24 августа, будет посвящено общему докладу и дискуссии по предварительным решениям, достигнутым в течение предшествующих сессий.

Симпозиумы и доклады

Программа Конгресса разбита на девять секций, не считая секции номенклатуры. Такая организация ставит своей целью подчеркнуть общие интересы и облегчить установление контактов между ботаниками; она же дает достаточный простор для сообщений по таким дисциплинам, как физиология растений, патология растений, палеоботаника и прикладная ботаника, а также по таксономическим группам или отдельным группам растений (таких, как культурные или лесные растения). Области соприкасающихся интересов будут обсуждаться на совместных заседаниях.

Секция 1. Молекулярная ботаника

Биофизические процессы в биологии растений, включая перемещение электронов, квантовую абсорбцию и превращение, проницаемость, диффузию и конвекцию; ультраструктурный и биохимический аспекты вирусов; физические свойства макромолекул и их субэлементов, мембран и клеточной и многоклеточной структур; биохимические аспекты ботаники, в том числе местонахождение, механизм образования, регулирование появления и функции молекулярных компонентов растений; ультраструктуры растений, растительных клеток и субклеточных структур, в том числе механизм образования ультраструктурных элементов; коррелятивное исследование структуры и функции на ультраструктурном уровне.

Председатель: Lawrence Bogorad, Biological Laboratories, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138.

Секция 2. Проблемы обмена веществ («Метаболитическая ботаника»)

Водный режим; неорганическое питание, включая фотосинтез всего растения и его органов; дыхание и его регулирование на всех уровнях организации; промежуточный метаболизм углеводов, органических кислот, липидов, азота, серусодержащих и других органических соединений, включая продукцию вторичного синтеза; сравнительные аспекты фотосинтеза и дыхания; биохимические аспекты стресса, включая поллютанты; физиология плодоношения; абсорбция и транслокация органических и неорганических растворов; физиология болезней растения, включая действие инфекции на метаболизм и биохимию патогенности и сопротивляемость болезням.

Председатель: Martin Gibbs, Department of Biology Brandeis University, Waltham, Massachusetts 02154.

Секция 3. Структурная ботаника

Морфология растения в целом и морфология органов растения, включая палеоботанику и палинологию; структурные аспекты растений и растительных материалов на всех уровнях организации — субклеточном, клеточном, организменном; ультраструктура и цитология, включая структуру хромосом и других органелл; гистология, включая строение древесины и структурные аспекты взаимоотношений хозяин—паразит.

Председатель: John Raper, Biological Laboratories, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138.

Секция 4. Ботаника развития

Рост, развитие и размножение растений и их органов, тканей, клеток и субклеточных органелл, включая культурные растения, патогенные организмы и т. д. с описательной и экспериментальной точек зрения. В работу секции включаются вопросы управления ферментов и других метаболических процессов, имеющих отношение к росту и развитию; физиология и биохимия гормонов и синтетических регуляторов, включая гербициды и т. д.; старение и покой; влияние на рост и развитие факторов среды и различных аспектов, включая радиацию, внеземное окружение и паразитов; ненормальные рост и развитие.

Председатель: Anton Lang, MSU/AEC Plant Research Laboratory, Michigan State University, East Lansing, Michigan 48823.

Секция 5. Генетическая и цитогеническая ботаника

Структура генов и хромосом во взаимосвязи с генетическими процессами и функциями; действие генов, наблюдаемое как химическое или иное проявление фенотипа, включая несовместимость; регулирование действия генов, механизмы рекомбинации; мутации, включая радиационную генетику и химический мутагенез, экстрахромосомные системы с генетическими свойствами; генетика развития; экологическая генетика; генетика популяций; генетика отношений хозяин—паразит; прикладные вопросы генетики, включая растениеводство.

Председатель: Adrian M. Srb, Section of Genetics, Development and Physiology, Cornell University, Ithaca, New York 14850.

Секция 6. Экологическая и эволюционная ботаника

Характер и процессы экологии растений и эволюции на основе аутэкологических исследований; на основании изучения приспособительных аспектов современных популяций, сообществ, экосистем и палеоботанических данных; поток энергии и круговорот веществ в водной и земной среде; экология и эволюция отношений хозяин—паразит и химические и другие взаимоотношения у растений; эволюция и экология возделываемых растений; воздействие человека на среду.

Председатель: Herbert G. Baker, Botanical Garden, University of California, Berkeley, California 94720.

Секция 7. Систематическая ботаника

Классификация всех групп растений, как ныне живущих, так и вымерших, включая достижения морфологии, физиологии, цитогенетики, ультраструктуры, химии и данные, относящиеся к проблемам систематики.

[1] Настоящее сообщение является сокращенным переводом 1-го циркуляра Конгресса.

Председатель: B. L. Turner, Department of Botany, University of Texas, Austin, Texas 78712.

Секция 8. Этноботаника

Отношение между человеком, особенно в примитивных обществах, и окружающей его растительностью в прошлом и настоящем; экология в зависимости от выживания, перемещения и миграции людей; полезные и вредные растения и их значение для существующих и прошлых культур; этнофармакология; археологические растительные остатки и их значение в изучении эволюции растений и человеческой культуры; народные классификации растений; происхождение агрикультуры и одомашнивания растений; происхождение и развитие культурных растений.

Председатель: Richard E. Schultes, Botanical Museum, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138.

Секция 9. История ботаники

Все аспекты истории ботаники.

Председатель: Herbert G. Baker, Botanical Garden, University of California, Berkeley, California 94720.

До и после Конгресса предусмотрены экскурсии по различным районам, главным образом по Тихоокеанскому побережью США, для ознакомления с растительностью этих областей.

Для оказания содействия советским ботаникам, желающим принять участие в работе Конгресса, Всесоюзное ботаническое общество создало Организационный комитет, к ученому секретарю которого Г. В. Делле и надлежит обращаться за всеми справками по вопросам работы Конгресса (адрес Оргкомитета: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова 2, Всесоюзное ботаническое общество, Г. В. Делле).

ХРОНИКА

УДК 0.06.3 : 581.55 : 63

I МЕЖВУЗОВСКОЕ НАУЧНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ АГРОФИТОЦЕНОЛОГИИ

CHRONICLE. THE FIRST INTER-INSTITUTIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF AGROPHYTOCOENOLOGY

В настоящее время огромные пространства суши превращены человеком в культурные земли. С каждым годом увеличиваются площади под посевами культурных растений, усиливается вмешательство человека в жизнь естественных растительных сообществ. Сейчас уже довольно трудно найти участки растительного покрова, нетронутые человеком. Культивируемые растительные сообщества, или культурфитоценозы, уже давно стали естественными звеньями растительного покрова нашей планеты.

Культивируемые сообщества могут быть полевыми, лесными, луговыми, водными, декоративно-озеленительными и др.

За последние несколько лет интерес ученых целого ряда биологических специальностей к полевым растительным сообществам явно усилился. И это не случайно. Для повышения урожайности полевых культур и решения тех больших и важных задач, которые стоят перед сельским хозяйством, необходима скорейшая разработка целого ряда теоретических вопросов. Это под силу только большому коллективу исследователей разных специальностей, работающих в области агрофитоценологии.

I Межвузовское научное совещание по вопросам агрофитоценологии, которое проходило в Казанском государственном университете с 5 по 8 апреля 1967 г., имело своей задачей выявить исследователей, занимающихся разработкой проблем агрофитоценологии, объединить их и координировать их работу. Кроме того, в ходе работы совещания предстояло решить вопрос о содержании новой биологической науки — агрофитоценологии, наметить конкретные пути и направления ее развития на ближайшие годы и, наконец, разработать по-возможности единую методику исследований.

На приглашение принять участие в работе Межвузовского совещания по вопросам агрофитоценологии откликнулись многие. Из разных городов Советского Союза прибыли 42 человека. Один научный работник, доцент Софийского университета Иван Пенев, приехал из Болгарии. На отдельных заседаниях присутствовало от 60 до 100 человек.

В работе совещания приняли участие: университеты — Казанский, Ленинградский, Воронежский, Московский, Дагестанский, Башкирский, Казахский, Белорусский, Пермский и Софийский; педагогические институты — Казанский, Удмуртский, Ярославский, Владимирский и Арзамасский; сельскохозяйственные институты — Казанский и Пермский; Литовская сельскохозяйственная академия; Институт физиологии растений АН СССР (Москва); Институт экспериментальной ботаники АН БССР (Минск); Институт медицинской радиологии Академии медицинских наук СССР (г. Обнинск); Всесоюзный научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии (Москва); Всесоюзный научно-исследовательский институт кормов (Москва); Украинский научно-исследовательский институт садоводства (Киев); Всесоюзный научно-исследовательский институт масличных культур (Краснодар); Центральный республиканский ботанический сад АН УССР и Центральный ботанический сад АН БССР; Измаильская опытная станция Всесоюзного научно-исследовательского института кукурузы и Удмуртская сельскохозяйственная опытная станция.

Всего было представлено 34 доклада. Тезисы этих докладов опубликованы издательством Казанского университета. Четыре из заявленных докладов не были прочитаны на совещании, так как их авторы не смогли приехать. Однако общее количество докладов даже увеличилось, так как сверх программы было заслушано еще 7 докладов.

Материалы, поступившие в адрес оргкомитета, были распределены по трем основным проблемам: 1) общие вопросы агрофитоценологии; 2) исследование взаимоотношений между компонентами агрофитоценозов; 3) методика исследований

агрофитоценозов. Это подразделение легло в основу программы, а в дальнейшем и работы совещания.

На утреннем заседании 5 апреля были заслушаны три больших доклада по общим вопросам агрофитоценологии: 1) «Агрофитоценология как раздел геоботаники» — **М. В. Марков** (Казанский университет); 2) «Принципы систематизации агробиогеоценозов»— **Н. С. Камышев** (Воронежский университет); 3) «О понятии культур—фитоценоз»— **А. А. Часовенная** (Ленинградский университет).

В перечисленных докладах очень полно и интересно была рассмотрена история формирования агрофитоценозов, принципы их систематизации и пути дальнейшего изучения. Именно по этим докладам на совещании развернулась наиболее оживленная дискуссия.

Вечернее заседание 5 апреля и весь день 6 апреля были отведены докладам, посвященным изучению взаимоотношений между компонентами агрофитоценоза.

Всего на этих заседаниях было заслушано 23 доклада, содержавших богатый фактический материал о взаимоотношениях компонентов как в чистых, так и в смешанных посевах. Многие проводили свою работу, используя самые различные методы исследования, в том числе и методы физиологические. В прениях по этой группе докладов развернулось оживленное обсуждение; выступавшие приводили материалы собственных наблюдений.

Но, пожалуй, самый большой интерес был проявлен к методическим докладам. Им были посвящены утреннее и вечернее заседания 7 апреля. Все докладчики отмечали необходимость комплексных исследований и применения экспериментальных, а также новейших точных методов.

8 апреля совещание закончило свою работу принятием рекомендаций «О путях разработки теоретических основ агрофитоценологии».

Приводим рекомендации, принятые I Межвузовским научным совещанием по вопросам агрофитоценологии 8 апреля 1967 г. (г. Казань, Государственный университет имени В. И. Ульянова-Ленина).

О путях разработки теоретических основ агрофитоценологии

Учитывая важность плановой разработки теоретических основ агрофитоценологии как науки об искусственных посевах и посадках растений, I Межвузовское научное совещание по вопросам агрофитоценологии рекомендует на ближайшие пять лет следующие направления исследований в области агрофитоценологии.

1. Необходимо широко развернуть маршрутные исследования агрофитоценозов с целью изучения их видового состава и строения в условиях разных природных зон и разной агротехники. Эти исследования должны проводиться по тщательно разработанной методике, с применением единого бланка описания посева, с тем, чтобы сведения, собранные в разных географических пунктах, были легко сопоставимы. На основании проведенных маршрутных исследований должны быть выявлены географические закономерности в распределении сорных растений и грибных заболеваний культурных растений по территории СССР. В процессе проведения маршрутных исследований должны быть учтены принципы классификации агрофитоценозов.

2. Агрофитоценоз является центральным компонентом агробиогеоценоза, представляющего собою совокупность на известном протяжении полевой площади однородных явлений (атмосферы, горной породы, гидрологических условий, почвы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов); он имеет свою специфику взаимодействия слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы. Учитывая это, необходима дальнейшая разработка программы и методики исследования агробиогеоценозов и на основе их изучения создание учения о предшественниках.

3. Ввиду того что агрофитоценоз представляет собой сложную, развивающуюся в пространстве и во времени систему, воздействие на отдельные звенья которой затронет и другие ее звенья, необходимо путем развертывания стационарных и экспериментальных агрофитоценологических исследований на базе вузов и научно-исследовательских учреждений изучить взаимоотношения между компонентами агрофитоценоза. Это изучение должно выяснить:

1) взаимоотношения между культурными растениями, степень дифференциации которых в посеве зависит от условий местообитания и от свойств культурного растения;

2) взаимоотношения между культурными и сорными растениями, в разной степени дифференцированными;

3) взаимоотношения между сорными растениями разных видов, в разной степени дифференцированными;

4) взаимоотношения между культурными растениями и поражающими их грибами и бактериями;

5) взаимоотношения между разными видами сорных растений и поражающими их грибами и бактериями;

6) взаимоотношения между разными видами грибов и бактерий, поражающих высшие растения (культурные и сорные), входящие в состав посева;

7) взаимоотношения между микроорганизмами почвы, между микроорганизмами ризосфер высших растений и микроорганизмами вне ризосферной почвы и, наконец, взаимоотношения между микроорганизмами ризосфер высших растений в посеве;

8) взаимоотношения между сорными растениями и повреждающими их насекомыми;

9) взаимоотношения между культурными растениями и повреждающими их насекомыми;

10) взаимоотношения между высшими растениями и грибами — микоризообразователями.

4. В процессе разработки теоретических основ агрофитоценологии необходимо путем широкого применения методов стационарных и экспериментальных исследований провести всестороннее комплексное исследование следующих вопросов.

А. Структура посева и урожай культурного растения. Разработка этого вопроса должна проводиться на фоне разных климатических, почвенных, агротехнических и других условий, которые, воздействуя на посев, в значительной степени определяют его местообитание, характер взаимоотношений между его компонентами, степень дифференциации их, структуру посева надземную и подземную, напряженность физиологических процессов, протекающих в культурных растениях, и, как результат всего этого, — урожай культурного растения. Все перечисленные выше моменты и должны исследоваться при разработке этого вопроса, причем в результате выполненных исследований необходимо:

1) дать теоретическое обоснование размеров площади питания и характера размещения растений на поле в их влиянии на урожай разных видов культурных растений;

2) разработать теорию одновидовых дифференцированных посевов, включая сюда и посев смесью сортов;

3) дать подробную характеристику средообразующей роли разных видов культурных растений.

При исследовании структуры посевов следует иметь в виду необходимость изыскания наиболее благоприятной для получения высоких урожаев структуры. В связи с этим целесообразно обратить внимание на структуру травянистых естественных фитоценозов с целью использования свойственных им закономерностей при создании высокопродуктивных агрофитоценозов.

Б. Теоретические основы смешанных посевов. Исследование вопроса должно предусмотреть изучение направления и степени взаимного влияния компонентов посева на фоне разных климатических, почвенных, агротехнических и других условий. Особенно важно не только узнать направление и степень влияния одного компонента на другой на разных этапах их развития, но и возможность изменения этого влияния для устранения отрицательного и усиления положительного взаимовлияния растений. При разработке теории смешанных посевов необходимо иметь в виду возможность передачи выделений одного компонента посева другому компоненту.

В. Теория травосмесей. При решении этого вопроса очень важно глубоко изучить взаимовлияния компонентов травосмеси на разных этапах их развития и на фоне разных климатических, почвенных, агротехнических и других условий, влияющих на жизнь растений в посеве. В процессе разработки теории травосмесей необходимо исследовать используемые при составлении травосмесей растения в отношении их биологических свойств и протекающих в них физиологических процессов в чистых посевах и в смеси с другими растениями. В результате должны быть подобраны такие сочетания растений, в которых последние не только хорошо сживались бы друг с другом, но и обеспечивали бы получение на единице площади максимальной и устойчивой по годам продуктивной массы. Особое внимание необходимо уделить выяснению роли биоценотической среды в определении долголетия и продуктивности бобовых, имея при этом в виду создание травосмесей с их длительным равномерным участием. Особое место при разработке теории травосмесей должно занять исследование путей создания наиболее приспособленных и устойчивых травосмесей для эродированных земель.

В связи с разработкой теории травосмесей стоит вопрос о подборе покровного растения при высеве трав, причем необходимо не только определить пути и степень влияния его на травы на разных этапах их развития, но и найти средства устранить отрицательное и усилить положительное влияние покровного растения на травы.

Г. Теоретические основы борьбы с сорными растениями в посевах культурных растений. В основе разработки этого вопроса должно лежать тщательное исследование взаимоотношений между культурными растениями и засоряющими их посевы сорняками на фоне разных климатических, почвенных, агротехнических и других условий, влияющих на растения в посеве и определяющих степень влияния культурного растения на сорняки. Необходимо изыскать такие пути воздействия на посев, которые, усилив возможности культурного растения в борьбе с сорняками, в то же время в той или иной степени подавили бы сорняки и уменьшили их стойкость в борьбе с отрицательным влиянием на них культурного растения. К числу таких путей можно отнести предпосевную обработку семян и норму высева культурного растения, приемы ухода за посевами, применение гербицидов и биологических мер борьбы с сорняками.

Все рассмотренные нами основные вопросы агрофитоценологии смогут успешно разрабатываться только тогда, когда геоботаники твердо станут на путь широкого

использования при исследовании агрофитоценозов эксперимента и связанных с ним точных методов исследования (математических, биофизических, биохимических и др.). Осуществить это можно только работая в комплексе с физиологами, биофизиками, микробиологами и агрономами-опытниками. Последнее особенно важно, поскольку экспериментальная агрофитоценология есть опытная агрономия, переработанная на основе понимания посева как фитоценоза (агрофитоценоза), с характерными для него сложными взаимоотношениями между слагающими его компонентами.

Т. Н. Добрецова.

Казанский государственный университет им. В. И. Ульянова (Ленина).

(Получено 3 V 1967).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК (47+57)58(208) : 002.704.31

ХРОНИКА ВБО

CHRONICLE. [PERSONAL CHANGES IN THE DIRECTING BODY OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. AND IN THE EDITORIAL BOARD OF THE BOTANICAL JOURNAL]

11 марта 1968 г. состоялось очередное заседание Совета Всесоюзного ботанического общества, на котором были приняты решения по ряду организационных вопросов.

Совет удовлетворил просьбу Б. А. Тихомирова освободить его, в связи с большой загруженностью, от обязанностей заместителя главного редактора «Ботанического журнала». Б. А. Тихомиров оставлен членом редколлегии. Совет выразил благодарность Б. А. Тихомирову за большую работу на посту заместителя главного редактора «Ботанического журнала».

В состав редколлегии «Ботанического журнала» введен Б. Н. Норин, и на него возложены обязанности заместителя главного редактора. Совет ввел в состав редколлегии В. М. Понятовскую.

В связи с тяжелой утратой, постигшей Всесоюзное ботаническое общество — смертью ученого секретаря профессора А. А. Юнатова, Совет вернулся к модусу начала 1960-х годов, когда обязанности ученого секретаря выполнялись двумя членами Президиума. Исполняющими обязанности ученых секретарей ВБО были утверждены В. И. Василевич и Т. К. Гордеева.

22 марта 1968 г. состоялось общее собрание членов Всесоюзного ботанического общества совместно с Ученым советом ордена Трудового Красного знамени Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, посвященное памяти почетного президента академика Владимира Николаевича Сукачева.

С докладом «Владимир Николаевич Сукачев как ученый» выступил президент ВБО член-корреспондент Е. М. Лавренко, который в своем содержательном докладе обрисовал роль В. Н. Сукачева в развитии таких наук, как лесоведение, болотоведение, палеоботаника и особенно в разработке теоретических вопросов новой науки — биогеоценологии.

Действительный член ВБО доктор б. н. В. Д. Александрова в своем докладе «Проблемы классификации растительности на современном этапе» осветила вклад В. Н. Сукачева в разработку теории классификации растительности и дальнейшее развитие этого направления в советской геоботанике.

9 апреля 1968 г. проведено очередное отчетное годичное общее собрание членов ВБО. Собрание открыл президент ВБО Е. М. Лавренко, посвятивший свою вступительную речь светлой памяти членов ВБО, ушедших из жизни в 1967—1968 гг., среди которых были выдающиеся ботаники современности, активные члены ВБО — почетный президент ВБО В. Н. Сукачев и ученый секретарь ВБО А. А. Юнатов. Общее собрание почтило память своих товарищей скорбной минутой молчания.

С отчетом о деятельности ВБО за 1967 г. выступила Т. К. Гордеева.[1] После отчета ревизионной комиссии, сделанного председателем комиссии М. Я. Школьником, в прениях выступили действительные члены ВБО М. С. Яковлев и А. И. Толмачев, положительно оценившие деятельность ВБО. М. С. Яковлев высказал пожелание о дальнейшем расширении издательской деятельности ВБО и о возобновлении регулярной информации о работе общества в «Ботаническом журнале». Научный доклад «Новые географические очаги происхождения культурных растений и узкоэндемичные микроцентры видов родственных культурным» был блестяще сделан членом ВБО академиком П. М. Жуковским.[2]

Т. К. Гордеева.

[1] Отчетный доклад ВБО будет опубликован в ближайшем номере «Ботанического журнала».

[2] Доклад П. М. Жуковского опубликован.

В отделениях ВБО

(По материалам отчетов о работе за 1967 г.)

Казанское отделение 5—7 апреля 1967 г. провело I Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии. Основной задачей совещания была координация работы по этой проблеме. Совещание приняло резолюцию «О путях развития теоретических основ агрофитоценологии». В марте состоялось заседание памяти академика В. Н. Сукачева.

М. В. Марков.

Члены общества Кольского отделения ВБО подготовили к печати юбилейный сборник объемом 10 п. л. и брошюры — «Комнатное садоводство на Крайнем Севере», «Климатическая характеристика полярно-альпийского ботанического сада».

Б. Н. Головин.

Ставропольское отделение ВБО организовало экскурсии в районы Теберды, в долину р. Уруп и окрестности Ставрополя. Кроме членов Отделения в экскурсиях приняли участие американские ботаники — профессор У. Скрдла и Х. Брукс.

В. В. Скрипчинский, Г. Т. Шевченко.

Члены Карельского отделения ВБО передали Краеведческому музею в Петрозаводске много ботанических экспонатов (гербарий дикорастущих растений, образцы травостоев основных типов лугов, семена новых культур).

А. И. Кузнецова.

Московское отделение ВБО провело совещание по применению количественных методов при исследовании структуры фитоценозов, на котором выступили докладчики от разных научных учреждений Российской федерации, Украины, Эстонии, Латвии и Литвы. Всего было заслушано 25 докладов. По материалам совещания подготовлен к печати сборник «Из опыта количественного исследования фитоценозов».

Г. М. Проскурякова.

Членами Томского отделения по просьбам учебных заведений и научных учреждений Сибири и европейской части СССР определено 1700 листов растений. Члены общества принимали участие в организации Отдела природы в Краеведческом музее г. Томска.

Л. П. Сергиевская.

Узбекское отделение ВБО провело 5 заседаний, одно из которых было посвящено памяти академика В. Н. Сукачева. Интересным было заседание, проведенное совместно с научным студенческим обществом ТАШГУ, на котором председатель отделения И. А. Райкова выступила с докладом «Памирский ботанический сад».

Е. С. Бородин.

Vol. LIII *July 1968* № 7

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова* и *А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 22/IV 1968 г. Подписано к печати 12/VII 1968 г. Формат бумаги 70×108[1]/[16]. Бум. л. 4[7]/[8]. Печ. л. 9[1]/[4] + 4 вкл. ([1]/[2] п. л.) = 13.65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.66. Тип. зак. 1056. М-23033.
Тираж 2515.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12